



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINÁMICA POBLACIONAL DE *Castilleja tenuiflora*
(OROBANCHACEAE) EN UN MATORRAL CON
PERTURBACIÓN INTERMEDIA EN EL PARQUE ECOLÓGICO
DE LA CIUDAD DE MÉXICO, D.F., MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

LUISA ALEJANDRA GRANADOS HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS:

M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH



México, D.F.,

OCTUBRE, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dinámica poblacional de *Castilleja tenuiflora*
(Orobanchaceae) en un matorral con perturbación intermedia
en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, D.F., México

por

Luisa Alejandra Granados Hernández

Tesis presentada para obtener el grado de

Bióloga

en la

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

México, D.F., octubre, 2015

JURADO ASIGNADO

Presidente: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Vocal: Dr. Pedro Eloy Mendoza Hernández

Secretario: M. en C. Irene Pisanty Baruch

1^{er} Suplente: Biol. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños

2^{do} Suplente: Dra. Mariana Hernández Apolinar

Lugar donde se realizó la tesis: México, D. F.

TUTOR DE TESIS:

M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

Agradecimientos

A mi asesora la M. en C. Irene Pisanty por todo el apoyo académico y moral que me dio; por su amistad, sus consejos, sus enseñanzas y por la paciencia y dedicación que tuvo para que lograra sacar adelante este trabajo.

Al programa PAPIIT IN201912 y a la Dra. Alma Orozco Segovia por el apoyo económico que me brindaron para concluir mis estudios. Al laboratorio de Ecología Fisiológica del Instituto de Ecología, a la Dra. Alma Orozco y a la M. en C. María Esther Sánchez por facilitarme el material necesario para la realización de una parte muy importante de esta tesis y por su invaluable apoyo académico.

A mis sinodales la Dra. María del Carmen Mandujano, el Dr. Pedro Mendoza, la M. en C. Irene Pisanty, la Biol. Mónica Queijeiro y la Dra. Mariana Hernández por sus revisiones y comentarios, los cuales enriquecieron y mejoraron mucho este trabajo.

Al Taller de Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Naturales y a sus profesores: Zenón Cano, Irene Pisanty, María del Carmen Mandujano, Iván Castellanos, Concepción Matínez, Juan Carlos Flores, Jordan Golubov, Mónica Queijeiro, Victor López y María Rosa Mancilla por sus conocimientos y sus clases que ayudaron mucho en mi formación académica, y por los comentarios constructivos que hicieron a lo largo del desarrollo de esta tesis.

A todas las personas del laboratorio de Ecología de Poblaciones de la Facultad de Ciencias por abrirme las puertas. A la Dra. Teresa Valverde, al Dr. Jaime Zuñiga, a la Dra. Mariana Hernández y al Dr. Pedro Mendoza por el apoyo, los consejos y las sugerencias que dieron durante el desarrollo de este trabajo.

A la Facultad de Ciencias de la UNAM y a todos los profesores que me dieron clases, los cuales fueron parte importante de mi formación académica e hicieron que amara más esta maravillosa carrera. A la UNAM por el apoyo que me ha dado en mis estudios, por las instalaciones y el material que pone a disposición de todos, ¡Muchas gracias!

A José Luis Trujillo, Yared Garcés, Jazmín Sánchez y Mariana Rodríguez por apoyarme en el campo y ayudarme a resolver las dudas que surgieron a lo largo del desarrollo de ésta tesis.

A Uzmar Gómez por darme su apoyo siempre que lo necesité, por acompañarme muchas de las veces que fui al campo, por incitarme a mejorar académica y personalmente, por el cariño y la paciencia que me ha dado por mucho tiempo, por compartir conmigo muchos momentos felices y ser alguien muy importante en mi vida. ¡Gracias!

A mi familia, a mi madre, a mi padre y a mi hermana, quienes de una u otra forma contribuyeron para que lograra alcanzar ésta meta. A mis tíos Carlos Ayala y Rosalba Del Castillo por considerarme parte de su familia, por su cariño y por apoyarme siempre que pudieron.

Índice general

1. Introducción	1
1.1. La demografía y los modelos matriciales	1
1.2. Importancia de la demografía	6
1.3. La sucesión y el efecto del disturbio en la dinámica poblacional	7
1.4. Procesos que influyen en la sucesión y colonización	9
1.4.1. <i>Germinación</i>	9
1.4.2. <i>Asignación diferencial de recursos</i>	11
1.5. Plantas parásitas	12
1.6. Estudios relacionados con <i>Castilleja tenuiflora</i>	13
1.7. Justificación	14
2. Objetivos e Hipótesis	17
2.1. Objetivo general	17
2.2. Objetivos particulares	17
2.3. Hipótesis	18
3. Materiales y Métodos	19
3.1. Sitio de estudio	19
3.2. Especie de estudio: <i>Castilleja tenuiflora</i> Benth	22
3.3. Método	24
3.3.1. <i>Selección de la zona de trabajo</i>	24
3.3.2. <i>Dinámica de la población y patrón fenológico</i>	25

3.3.3.	<i>Tasa de germinación</i>	27
3.3.4.	<i>Patrón de asignación diferencial de recursos</i>	30
3.4.	Análisis de resultados	31
3.4.1.	<i>Dinámica poblacional</i>	31
3.4.2.	<i>Patrón fenológico</i>	35
3.4.3.	<i>Tasa de germinación en condiciones naturales y controladas</i>	35
3.4.4.	<i>Asignación diferencial de recursos</i>	36
4.	Resultados	39
4.1.	Dinámica poblacional	39
4.1.1.	<i>Matriz de transición y tasa finita de crecimiento</i>	39
4.1.2.	<i>Matriz de sensibilidad y elasticidad</i>	45
4.1.3.	<i>Triángulo demográfico</i>	47
4.1.4.	<i>Matrices estacionales</i>	48
4.2.	Tasa de germinación	50
4.3.	Patrón fenológico	52
4.4.	Patrón de asignación diferencial de recursos	56
5.	Discusión	59
5.1.	Dinámica poblacional	59
5.2.	Tasa de germinación	64
5.3.	Patrón fenológico	66
5.4.	Asignación diferencial de recursos	69
6.	Conclusiones	73
A.	Matrices estacionales	75
B.	Pruebas <i>post hoc</i>	79

Resumen

Castilleja tenuiflora es una especie herbácea perenne que florece todo el año y es hemiprástita facultativa de la raíz de otras plantas. Esta es una especie secundaria, característica de zonas perturbadas que es muy frecuente en la Cuenca de México. A fin de determinar su dinámica poblacional se analizó su demografía, para lo que se seleccionó una muestra de 210 individuos, se realizaron muestreos mensuales en los que se contó el número de individuos y se midieron su altura y su cobertura en una población de *C. tenuiflora* del Parque Ecológico de la Ciudad de México. En cada uno de los individuos de la muestra se contó el número de ramas de distintos órdenes, así como el de inflorescencias, infrutescencias y de flores y frutos en distintos estadios. En noviembre de 2012 se colectaron semillas que fueron colocadas en el sitio de trabajo hasta abril de 2013, mes en el que se presentaron las primeras lluvias de ese año. Se colocó un total de 4750 de estas semillas, distribuidas en 95 contenedores de tela con 50 semillas cada uno. Los contenedores se dejaron en el sitio de trabajo en condiciones naturales y mensualmente se registró el número de semillas que germinaron. Además, mensualmente se recuperaron las que no lo hicieron en cinco contenedores elegidos aleatoriamente. En seguida las semillas recuperadas se colocaron en cámaras de ambientes controlados simultáneamente con semillas control. Cada tres meses se colectaron plantas individuales completas y sus partes aéreas y subterráneas se separaron, se secaron y posteriormente se pesaron por separado. Con base en el número de ramas de primer orden se identificaron diferentes categorías para las plantas y se construyó una matriz de transición de tipo Lefkovitch. Se realizaron los análisis prospectivos correspondientes y se calculó la tasa finita de crecimiento para un intervalo de un año. Con el número de flores y frutos se construyó un fenograma y con el peso seco de cada parte de los individuos colectados se

calculó la proporción raíz/tejido aéreo. La tasa finita de crecimiento fue de $1.27(\pm 0.21)$ lo que indica que esta población está creciendo alrededor de 27 % anualmente y que de mantenerse las condiciones actuales, en el futuro estará compuesta principalmente de las primeras tres categorías de tamaño, mientras que los individuos de la categoría 7 serán los que más descendencia dejarán. Los valores altos en las transiciones de semilla a las categorías de la 1 a la 7 indican que el reclutamiento es importante para la población. Las categorías de semillas, plántulas y con una o dos ramas primarias son las que más contribuyen a la tasa finita de crecimiento, mientras que el crecimiento es el proceso que tiene una mayor contribución relativa a λ . *C. tenuiflora* florece todo el año, pero no todos los individuos se encuentran produciendo flores continuamente. La asignación de biomasa es mayor a la parte aérea que a la subterránea a lo largo de todo el año. La población de *C. tenuiflora* se encuentra creciendo debido a que probablemente está en una etapa de colonización. El porcentaje de germinación de las semillas recuperadas, que fue mayor que el de las control, indica un proceso de acondicionamiento natural. La floración se extiende a lo largo de todo el año pero el número de individuos con flores incrementa en noviembre y diciembre mientras que la fructificación se concentra en mayo. La asignación de biomasa a las distintas partes de *C. tenuiflora* indica que no hay una respuesta inmediata a la variación ambiental en este proceso.

Capítulo 1

Introducción

1.1. La demografía y los modelos matriciales

El estudio del comportamiento de las poblaciones se basa en los procesos básicos que determinan su tamaño y en los cambios que definen su dinámica a través del tiempo. Estos procesos, denominados parámetros demográficos o procesos vitales, son propiedades emergentes de las poblaciones, i.e., no son características de los individuos sino del conjunto de individuos que conforman una población. Los principales parámetros demográficos en una población son las tasas de nacimiento, de mortalidad, de emigración y de inmigración, las cuales determinan el número de individuos que hay en una población en un momento dado. La tasa de fecundidad es también un importante parámetro en el estudio de las poblaciones. Al estudio estadístico del comportamiento de las poblaciones se le denomina demografía (Silvertown, 1982; Begon *et al.*, 1996).

Los estudios demográficos se pueden realizar de diversas maneras, que incluyen los análisis que consideran a las poblaciones como no estructuradas y como estructuradas. En el primer caso se considera que todos los individuos de una población son equivalentes entre sí, independientemente de sus características (edad, estadio, tamaño, etc.), mientras que en el segundo caso se clasifica a los individuos en categorías de diferentes tipos, y la población

se analiza con base en éstas. Hay dos herramientas fundamentales para el análisis de poblaciones estructuradas: las tablas de vida y las matrices poblacionales (Lemos *et al.*, 2005). Las tablas de vida son arreglos tabulares que permiten medir los principales parámetros demográficos, como la tasa de supervivencia, la de mortalidad y la de natalidad y con base en ellos, la tasa de crecimiento poblacional (Caswell, 2001; Begon *et al.*, 1996). Las matrices poblacionales, al igual que las tablas de vida, toman en cuenta la estructura de la población, y además permiten analizar el comportamiento de las poblaciones en intervalos definidos de tiempo que no necesariamente están determinados por el ciclo de vida de los organismos. Al usar modelos matriciales se minimizan las dificultades que son inherentes a las tablas de vida, sobre todo en las tablas estáticas, porque, por ejemplo, es posible incorporar retrogresiones, así como abarcar periodos de tiempo (Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005).

Las poblaciones se pueden categorizar con base en las edades de los individuos o por sus estadios de desarrollo, así como por otras características, por ejemplo la talla. En el caso de las plantas, así como en el de otros organismos modulares, el estadio de desarrollo y/o la talla no están directamente relacionados con la edad, por lo que es mejor no considerar a la edad como el criterio de categorización (Silvertown, 1982; Silvertown *et al.*, 1993). Las matrices construidas con base en la edad se conocen como matrices de Leslie, y las que se construyen con otros parámetros, como el tamaño, son las matrices de Lefkovitch. Los modelos matriciales permiten determinar la probabilidad de que los individuos de una categoría pasen a otras en el intervalo de tiempo considerado; también permiten proyectar cómo se comportaran estas transiciones en el futuro. Los elementos que una matriz incorpora directa o indirectamente son datos que tienen relación con el crecimiento, la fecundidad, la mortalidad y la reproducción (Caswell, 2001; Kot, 2001; Murray, 2002; Lemos *et al.*, 2005).

Los modelos matriciales operan en tiempos discretos, por lo que es importante definir el intervalo de tiempo en el que se estudiará la población, así como elegir las variables de estado para los individuos. De esta forma se obtiene la información necesaria para determinar cuál es la respuesta de los individuos de la población en su hábitat durante un intervalo de tiempo dado (Tuljapurkar y Caswell, 1997). En estos modelos el número de individuos en cada categoría se representa en un *vector* $\mathbf{n}(t)$, mientras que, en un inter-

valo de tiempo dado, la probabilidad de transición de i a j que tienen los individuos de cada categoría es representada en una *matriz de probabilidad o transición* (\mathbf{A}). En ella cada celda corresponde a la probabilidad de transición de una categoría a otra (Silvertown, 1982).

Las matrices de Lefkovitch, como ya se mencionó, se construyen con base en parámetros diferentes a la edad, por lo que la fecundidad y la supervivencia en este tipo de matrices están relacionadas de manera directa con la etapa o estadio del ciclo de vida, o con el tamaño de los individuos, y sólo de manera indirecta con la edad en los organismos unitarios, mientras que en el caso de los organismos modulares la edad no queda representada. En la figura 1.1 se muestran las regiones de la matriz de Lefkovitch correspondientes a procesos específicos que determinan el crecimiento de una población. (Silvertown *et al.*, 1993; Kot, 2001).

Categoría	1	2	3
1	Permanencia (a_{11})	Fecundidad (a_{12})	Fecundidad (a_{13})
2	Crecimiento (a_{21})	Permanencia (a_{22})	Retrogresión (a_{23})
3	Crecimiento (a_{31})	Crecimiento (a_{32})	Permanencia (a_{33})

Figura 1.1: Entradas a_{ij} de la matriz de Lefkovitch correspondientes a la fecundidad, permanencia, retrogresión y crecimiento (Modificada de Silvertown *et al.*, 1993)

En una matriz, la posición ij representa la contribución de la categoría j a la categoría i , en un intervalo predefinido (Caswell, 2001; Kot, 2001). En una matriz de Lefkovitch las celdas del primer renglón indican la fecundidad, la diagonal representan la permanencia en la misma categoría, las de la subdiagonal representan al crecimiento (el paso de una categoría a la siguiente) y las celdas de la supradiagonal representan la retrogresión, es decir, el paso de una categoría dada a una anterior. La retrogresión se presenta, por ejemplo, cuando hay pérdida de tamaño o cuando ocurre un proceso de clonación (Silvertown *et al.*, 1993; Kot, 2001). Las matrices de Leslie, por el contrario, solo tienen valores mayores a cero en la subdiagonal y en el primer renglón, pues al clasificar a los organismos por edades no puede

haber permanencia ni retrogresión, y sólo se presentan el crecimiento, el envejecimiento y la reproducción (Stearns, 1992; Lemos *et al.*, 2005).

Para poder proyectar el estado del número de individuos de una población a futuro (i.e. tasa anual de crecimiento poblacional λ), la matriz de transición (\mathbf{A}) deberá ser multiplicada por el vector $\mathbf{n}(t)$; el resultado de esta multiplicación es un nuevo vector que muestra el número de individuos de cada categoría en la próxima generación (fórmula 1.1). Al iterar este proceso, es decir al multiplicar la matriz varias veces por el vector producido, eventualmente la proporción de cada categoría se vuelve constante. Cuando sucede esto se habrá alcanzado la estructura estable (de edades, de estadios o de tamaños) de la población, que corresponderá al vector derecho de la matriz \mathbf{A} (\mathbf{w}) (Silvertown, 1982; Caswell, 2001).

Este procedimiento está representado por la fórmula:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t \quad (1.1)$$

donde:

\mathbf{n}_{t+1} = número de individuos en el tiempo $t + 1$

\mathbf{n}_t = número de individuos en el tiempo t , se representa con un vector construido con el número de individuos de cada categoría.

\mathbf{A} = la matriz de proyección de la población (Caswell, 2001).

Una vez alcanzada la estructura estable de la población es posible calcular la tasa finita de crecimiento (λ) y el valor reproductivo (vector izquierdo). Para conocer la tasa finita de crecimiento se utiliza la siguiente fórmula (1.2):

$$\lambda = N_{t+1}/N_t \quad (1.2)$$

donde:

λ = tasa finita de crecimiento

N_t = tamaño de la población inicial

N_{t+1} = tamaño de la población en el tiempo $t + 1$.

Cuando λ es menor a uno, indica que la población se encuentra decreciendo, si es igual a uno la población es estable, y si es mayor a uno, la población está creciendo. La tasa finita de crecimiento corresponde al eigenvalor (valor característico) de la matriz de transición, y la estructura estable de la población y el valor reproductivo son los eigenvectores derecho e izquierdo de la matriz \mathbf{A} , respectivamente. Un eigenvector es un vector que al ser multiplicado por la matriz de transición da un resultado similar al de multiplicar la misma matriz por un escalar, que corresponde al eigenvalor de la matriz \mathbf{A} . Los eigenvalores y sus eigenvectores son la base de la mayoría de los análisis demográficos matriciales (Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005).

El uso de matrices en el análisis poblacional permite también evaluar la contribución diferencial que cada transición hace a la tasa finita de crecimiento, con base en dos parámetros, que son la sensibilidad y la elasticidad. La sensibilidad, que es la derivada parcial de λ con respecto a a_{ij} , permite conocer cuál es la contribución absoluta de cada transición a la tasa finita de crecimiento. Por otro lado, la elasticidad es la medida de la contribución relativa de cada transición a λ . Dado el carácter relativo de la elasticidad, la suma de las celdas de una matriz de este tipo debe ser siempre uno, lo que permite comparar diferentes poblaciones tanto de la misma especie como de especies diferentes (de Kroon *et al.*, 1986; Silvertown *et al.*, 1993; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005).

La elasticidad también permite conocer la contribución relativa que tienen los procesos como el crecimiento, la supervivencia y la fecundidad de los individuos de una población a la tasa finita de crecimiento, esta contribución se puede representar en un *triángulo demográfico*. La contribución relativa de los procesos recién mencionados sobre la tasa finita de crecimiento se obtiene a partir de la suma de las entradas de la matriz de elasticidad correspondientes al crecimiento (entradas que se encuentran debajo de la diagonal), a la supervivencia de los individuos que incluye tanto a la permanencia como a la retrogresión (entradas de la diagonal y de la supradigonal) y a la fecundidad (algunas entradas correspondientes al primer renglón de la matriz de elasticidad) (Figura 1.2) (Silvertown *et al.*, 1993).

Categoría	1	2	3
1	e_{11}	e_{12}	e_{13}
2	e_{21}	e_{22}	e_{23}
3	e_{31}	e_{32}	e_{33}

Figura 1.2: Entradas de la matriz de elasticidad correspondientes a la fecundidad (en rojo), a la supervivencia (en azul) y al crecimiento (en verde). (Tomado de Silvertown *et al.*, 1993)

1.2. Importancia de la demografía

Los estudios demográficos son de gran relevancia teórica y práctica, ya que por un lado permiten entender los efectos de la selección natural en intervalos cortos de tiempo y en sitios bien definidos, y también predecir la dinámica que seguirán algunas poblaciones con características que las hacen importantes económica y culturalmente, o porque demandan atención desde el punto de vista de la conservación (Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005). La demografía permite, por ejemplo, reconocer si alguna especie puede llegar a ser invasora (Buhle *et al.*, 2005; Harris *et al.*, 2009), evaluar el status de riesgo que una especie pueda tener (Clark-Tapia *et al.*, 2005), cómo deben aprovecharse y comercializarse algunas especies o sus partes (Hernández-Apolinar *et al.*, 2006), y qué especies son más aptas para proyectos de restauración y cómo deben manejarse (van Andel, 1998; Lemos *et al.*, 2005; Begon *et al.*, 2006). Lo anterior se diagnostica con base en los patrones de supervivencia, fecundidad, mortalidad, emigración e inmigración; es decir, considerando los parámetros demográficos, que en conjunto determinan la distribución y la abundancia de una población en el tiempo y en el espacio (Crouse *et al.*, 1987; Strier, 1991).

Las poblaciones se ven afectadas por la fragmentación y la destrucción de áreas naturales ocasionadas por las actividades humanas, lo que han conducido a diversas extincio-

nes tanto de poblaciones locales como de especies completas (Lande, 1988). La demografía puede ser de gran utilidad en el desarrollo y evaluación de programas de restauración y en la elaboración de planes de manejo dado que permite analizar a nivel poblacional las respuestas de diferentes especies a estas condiciones cambiantes y evaluar las variaciones en el número de individuos en una población y cómo afectan a la tasa finita de crecimiento (Lázaro, 2011; Wang *et al.*, 2012).

1.3. La sucesión y el efecto del disturbio en la dinámica poblacional

Un disturbio es un evento discreto en el tiempo que se produce a diferentes escalas espaciales y temporales, y resulta en una perturbación, es decir, en un cambio que altera la estructura de una unidad ecológica (individuo, población, comunidad o ecosistema) y además, modifica las condiciones, los recursos y su disponibilidad (Pickett y White, 1985; Pickett *et al.*, 1989; Vega y Peters, 2003). El disturbio también es definido como un evento puntual y discreto que puede causar eventos de mortalidad o de desplazamiento de individuos, escenario que brinda la oportunidad o incluso facilita el establecimiento de organismos que no se encontraban anteriormente en el sitio perturbado (Sousa, 1984). Los disturbios son importantes porque son agentes de selección que pueden llegar a ser determinantes en las historias de vida y modificar la estructura genética y de edades, así como la densidad de las poblaciones afectadas (Sousa, 1984; Pickett *et al.*, 1989).

Los disturbios pueden ser causados por procesos naturales, como terremotos, erupciones volcánicas o inundaciones, o por causas antropogénicas, entre las cuales el cambio de uso de suelo, la destrucción y fragmentación del hábitat, la explotación excesiva y la introducción de depredadores e invasores son las más frecuentes e importantes (White, 1979; Hobbs, 1989; Suding, 2011). Los disturbios antropogénicos pueden complicar o afectar la interpretación evolutiva de los patrones morfológicos y fisiológicos y la historia de vida de los individuos en relación con la alteración física (Sousa, 1984; Freedman, 1995). La consecuencia demográfica más grave ocasionada por los disturbios es la extinción de las poblaciones afectadas o incluso de toda una especie (Lande, 1988; Vega y Peters, 2003; Ellis *et al.*, 2011).

Un ejemplo del efecto de los disturbios en la dinámica poblacional es el reportado por Ureta y Martorell (2009), quienes observaron que la población de *Mamillaria dixanthocentron* en sitios perturbados de Concepción Buenavista, Oaxaca, decrecía. Flores *et al.* (2010) observaron un patrón similar en *Mamillaria huitzilopochtli* cuya densidad era menor en sitios muy perturbados de Tehuacán-Cuicatlán que en la de los sitios conservados. Además, reportaron que, aún cuando tanto la población del sitio conservado como la del perturbado decrecían, en este último la tasa de decrecimiento era mayor que en el conservado. También, observaron que en esta especie la fecundidad es el proceso más afectado por los disturbios, siendo menor en el sitio perturbado que en el sitio conservado.

Para comprender la dinámica poblacional de una o más especies en un hábitat que sufrió algún disturbio se debe conocer el régimen de perturbación y los patrones de recolonización y sucesión de la zona perturbada. Esto se debe a que dichos regímenes están muy relacionados con las historias de vida de las especies que colonizarán el lugar (Sousa, 1984). La sucesión es un proceso continuo de colonización que implica un cambio en la composición y abundancia de especies a través del tiempo en un mismo lugar (Adams, 1908; Young *et al.*, 2001), y se divide en sucesión primaria y secundaria. La sucesión primaria es la que ocurre sobre un sustrato que no tenía previamente suelo formado ni una comunidad establecida, es decir, se desarrolla en un sustrato desnudo carente de suelo y propágulos sexuales y vegetativos. Por su parte, la sucesión secundaria es la que se lleva a cabo en un sustrato que mantenía previamente una comunidad, por lo que las especies que estén colonizando el lugar serán iguales o similares a la comunidad anterior (Vega, 2005; Begon *et al.*, 2006; Townsend *et al.*, 2008).

La recolonización de los lugares perturbados y el proceso de sucesión dependerán de la morfología, la fisiología y la ecología reproductiva de las especies antes y después del disturbio y de las que colonizan el lugar después de éste, así como de la historia y las características propias del lugar (Sousa, 1984; Vega y Peters, 2003).

1.4. Procesos que influyen en la sucesión y colonización

Para entender los procesos de sucesión y colonización de ambientes perturbados es importante conocer la respuesta germinativa de las semillas, de la cual depende en gran medida la regeneración de la vegetación (Fenner, 1985; Ramos y García, 2007). La disponibilidad de semillas, la existencia de sitios seguros para la germinación y el establecimiento exitoso de las plántulas determinan en gran medida los procesos sucesionales, a los cuales los organismos responden a su vez (Bazzaz, 1979). Una de las respuestas de los organismos a los ambientes sucesionales cambiantes y a los procesos de colonización y establecimiento se expresa en la asignación diferencial de recursos en las especies ante el cambio en la disponibilidad de los recursos, que se da en el ambiente después de un disturbio (Staffan y Méndez, 2005; Baskin y Baskin, 2014).

1.4.1. Germinación

Las semillas producidas por las angiospermas están generalmente compuestas por un embrión, por material de reserva (cotiledones y/o endospermo) y por una cubierta seminal (Taiz y Zeiger, 2006; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Cuando una semilla absorbe agua y se embebe se activan diversas reacciones metabólicas, ocasionando el crecimiento del embrión y la emergencia de la radícula; a este proceso se le denomina germinación (Bidwell, 1993). Las semillas son estructuras tanto reproductivas como de dispersión, que al germinar permiten el establecimiento de diversos genotipos en diferentes sitios seguros. La germinación tiene un papel muy importante en los procesos sucesionales, pues permite la colonización, por parte de algunas especies, de sitios abiertos como resultado de los disturbios (Bazzaz, 1979; Fenner, 1985; Baskin y Baskin, 2014). Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1990) observaron que la respuesta germinativa de cuatro especies (*Cecropia obtusifolia*, *Piper umbellatum*, *Buddleja cordata* y *Chenopodium ambrosioides*) depende de la cantidad y la calidad de la luz, lo que permite que estas especies colonicen sitios abiertos muy expuestos a la luz, como los recién perturbados. Olf *et al.* (1994) reportaron que la respuesta germinativa de 91 especies herbáceas cambió en un sitio perturbado, debido a las características de las semillas, e influyó en la colonización y en la composición de la vegetación del sitio.

La germinación de una semilla se encuentra regulada por diferentes factores ambientales, como el agua, la temperatura y el oxígeno, así como por factores intrínsecos, como las concentraciones del ácido abscísico y las giberelinas (Herrera *et al.*, 2006). Cuando los factores ambientales que regulan la germinación no son adecuados para que se inicie este proceso, las semillas entran en un estado de reposo, conocido como quiescencia, que desaparece al haber condiciones favorables para que las semillas germinen (Jara, 1996; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

Si las semillas mantienen su estado de reposo, aun cuando los factores ambientales que regulan la germinación son favorables, se dice que esas semillas se encuentran en estado de latencia (García *et al.*, 2006; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Existen varios tipos de latencia (latencia primaria, secundaria, fisiológica, mecánica, entre otros), pero independientemente de cuál se presente, ésta tiene un papel importante en la dinámica y regeneración de las poblaciones, debido a que las semillas latentes forman el banco de semillas de un lugar (Olf *et al.*, 1994; Dalling, 2002). El banco y la longevidad de las semillas que lo componen son importantes para la recuperación de la vegetación de aquellos sitios que han sufrido algún disturbio y, además, tienen efectos en la estructura genética de las poblaciones (Marañón, 2001; Dalling, 2002). La respuesta germinativa de las semillas determina en gran medida la capacidad de una especie para colonizar sitios que han sufrido un disturbio (Bartolome, 1979; Eriksson y Eriksson, 1997; Martínez-Villegas *et al.*, 2012).

En condiciones naturales, es común que las semillas pasen por un proceso conocido como acondicionamiento o *priming*, que consiste en la hidratación y deshidratación de las semillas a modo de que se presenten los procesos metabólicos implicados en la germinación pero que se detengan al faltar el agua, sin permitir la emergencia de la radícula. De esta forma, los primeros pasos de la germinación ya se han presentado cuando vuelve a haber disponibilidad de agua y ya es suficiente para que el proceso se complete. El acondicionamiento es común en zonas con una marcada estacionalidad, de modo que cuando, por ejemplo, la temporada de lluvias se instala plenamente, las semillas están listas para que emerja la radícula gracias a las primeras precipitaciones irregulares (Sánchez *et al.*, 2001; González-Zertuche *et al.*, 2002). En condiciones naturales el acondicionamiento se

presenta generalmente cuando las semillas se encuentran enterradas en el suelo (acondicionamiento natural) y se ha reportado que favorece el porcentaje final de germinación (González-Zertuche *et al.*, 2002; Martínez-Villegas *et al.*, 2012; Belmont-Osuna, 2014).

1.4.2. *Asignación diferencial de recursos*

Los organismos cuentan con cantidades limitadas de energía para realizar sus funciones, por lo que los recursos disponibles se asignan diferencialmente a las distintas partes que los componen y a las diferentes funciones que realizan a lo largo de su vida (Stearns, 1992). La asignación diferencial de recursos o energía se puede expresar en la acumulación desigual de biomasa en las diferentes partes de un organismo, y es un elemento determinante de las historias de vida. La limitada disponibilidad de energía lleva a que haya una cierta competencia entre las diferentes funciones lo que genera trueques (*trade offs*), también conocidos como disyuntivas (Stearns, 1992; Silvertown y Charlesworth, 2001).

Un caso de asignación diferencial de recursos es el esfuerzo reproductivo, que es la cantidad de recursos asignados a la reproducción que conlleva a una disminución en la disponibilidad para otras funciones, por ejemplo en el crecimiento del individuo (Stearns, 1992; Silvertown y Charlesworth, 2001; Terradas, 2001). Una forma frecuentemente utilizada para evaluar la asignación diferencial de energía y la acumulación diferencial de biomasa es el análisis del peso seco, aunque tiene algunas limitantes como la incapacidad de diferenciar el tipo de nutrientes que se encuentran en el tejido (Terradas, 2001) y de darle seguimiento a este proceso a lo largo del tiempo en un mismo individuo, o a un conjunto de individuos. El análisis de la proporción de la biomasa de la raíz con respecto a la parte aérea (*root/shoot ratio*) de una planta permite evaluar la asignación diferencial de energía, pues esta relación evalúa a qué parte (aérea o subterránea), se le asignan proporcionalmente más recursos. La proporción raíz/tejido aéreo depende de la especie de estudio y del sitio en el que se encuentra. En sitios con suelos pobres en nutrientes, por ejemplo, generalmente hay un mayor desarrollo de raíces que en sitios con suelos más ricos (Malik *et al.*, 1979; Antos y Halpern, 1997; Reich, 2002; Guerra *et al.*, 2005). Un caso en el que se reportó una diferencia en la asignación de biomasa ante los cambios en la cantidad de nutrientes es el reportado por Valverde *et al.* (1997), quienes observaron que las especies *Canavalia rosea*, *Ipomea pes-caprae*

y *Palafoxia lindenbergii*, que crecen en la playa y en el primer cordón de dunas, presentaron una mayor asignación de biomasa en las raíces que en el tejido aéreo cuando el suelo era pobre en nutrientes. También, observaron que las especies que crecen detrás de las dunas frontales (*Chamaecrista chamaecristoides*, *Trachypogon gouini* y *Schizachyrium scoparium*) siempre presentaron una mayor asignación de biomasa a la parte aérea, independientemente de la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

1.5. Plantas parásitas

El parasitismo planta-planta es un tipo de interacción que se presenta mayormente en las angiospermas y existen dos tipos: el holoparasitismo y el hemiparasitismo. El holoparasitismo se refiere a la extracción por parte de la planta parásita, que no realiza fotosíntesis, de agua, fotosintatos y sales minerales de la planta hospedadora; mientras que, en el hemiparasitismo la planta parásita únicamente extrae agua y sales minerales del hospedero, pero produce sus propios carbohidratos (Lambers *et al.*, 1998; Rivera, 2007).

La mayoría de las plantas hemiparásitas presentan hojas y tallos de color verde ya que tienen la capacidad de realizar fotosíntesis; asimismo presentan raíces relativamente rudimentarias para absorber agua y nutrientes; también incorporan toxinas al metabolismo del hospedero, causándole ciertas alteraciones (Rivera, 2007). Las especies hemiparásitas de raíz pueden depender de uno o más individuos hospederos para obtener agua y sales minerales (Salcedo-Morales *et al.*, 2014).

Las plantas parásitas cuentan con raíces modificadas y con estructuras especializadas, conocidas como haustorios, que les permiten absorber los nutrientes del hospedero. Los haustorios son órganos que tienen la función de fijarse en las plantas hospederas y penetrar en ellas para transferir el agua y los solutos del sistema vascular de la planta hospedera a la parásita. Estas estructuras pueden formarse en el ápice o a los lados de la raíz (Lambers *et al.*, 1998; Rivera, 2007; Salcedo-Morales *et al.*, 2014).

En algunas especies parásitas la germinación de las semillas depende de señales químicas producidas por el hospedero, pero hay especies en las que no existe esta dependencia

(Lambers *et al.*, 1998). También hay algunas especies parásitas que pueden crecer de manera independiente por periodos limitados, mientras logran parasitar una planta susceptible (parásitas facultativas) (Rivera, 2007). Se ha reportado que los individuos de las poblaciones de plantas tanto hemiparásitas como holoparásitas presentan un mayor crecimiento y tienen más descendientes al haber una mayor abundancia y/o productividad de los hospederos, en comparación con los individuos de las poblaciones parásitas que no cuentan con grandes cantidades de hospederos o cuando los hospederos no son muy productivos (Press y Phoenix, 2005). Fibich *et al.* (2010) describieron que el crecimiento poblacional de especies hemiparásitas depende de la cantidad de hospederos y de la productividad del ambiente, por lo que estas poblaciones no podrán prosperar en sitios carentes de especies que puedan fungir como hospederos o con poca productividad. Además, estos autores explican que cuando la productividad del ambiente es muy alta, y hay competencia por la luz, las poblaciones de especies hemiparásitas también pueden disminuir.

Algunas plantas parásitas pueden elegir como hospederos a otros individuos de su misma especie (auto-parasitismo), como sucede en las poblaciones de *Olox phyllanthi* (Olacaceae), en las que los individuos fisiológicamente mejor adaptados adquieren sus recursos de otros individuos de la misma población durante la sucesión temprana después de un incendio, es decir cuando no hay muchas especies a las que puedan parasitar (Pate *et al.*, 1990).

Se ha documentado que ciertas familias, como las Rosaceae, Leguminosae, Labiatae, Compositae, Cyperaceae y Gramineae, son preferidas como hospederas por las especies hemiparásitas pertenecientes a la familia Scrophulariaceae (familia a la cual pertenecía *C. tenuiflora*), mientras que otras familias (por ejemplo Orchidaceae) son evitadas (Weber, 1976).

1.6. Estudios relacionados con *Castilleja tenuiflora*

Castilleja tenuiflora (Orobanchaceae), conocida como cola de borrego o hierba del cáncer (Alvarado-Cárdenas, 2008), se encuentra ampliamente distribuida en zonas perturbadas desde el Norte de México hasta Centroamérica. Rzedowski y Rzedowski (2001) reportan que en la cuenca de México esta especie se localiza en sitios perturbados de los bosques

de coníferas y de encino, y de matorrales y pastizales. Estos autores reconocen que *C. tenuiflora* se puede encontrar también en bordes de cultivos y orillas de caminos, por lo que se considera que es una especie secundaria, asociada a la perturbación. Asimismo, se tiene reportado que *C. tenuiflora* es una de las especies herbáceas de mayor importancia encontradas alrededor de un matorral de encino (*Quercus frutex*) quemado en el municipio de Tepetlaoxtoc en el Estado de México (Acevedo, 2010). Carvajal y Frías (2004) también reconocen a *C. tenuiflora* como especie secundaria y además, la consideran como indicadora de disturbio.

Se ha reportado que *C. tenuiflora* crece asociada al género *Lupinus* (Fabaceae), específicamente con la especie *L. montanus* (Montes-Hernández, 2012). Además, en un estudio sobre el efecto del acondicionamiento en la germinación de semillas de esta especie se observó un porcentaje considerable de germinación sin la necesidad de que un hospedero estuviera presente (Belmont-Osuna, 2014).

Es importante mencionar que Rzedowski y Rzedowski (2001), Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido (2011) y Belmont-Osuna (2014) reportan que *C. tenuiflora* presenta flores durante todo el año. La floración constante permite a los colibríes de la especie *Hylocharis leucotis* forrajear a lo largo del año (Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011), pero se desconocen detalles sobre la polinización de esta especie, que en el matorral del Parque Ecológico de la Ciudad de México en donde se desarrolló el presente estudio también es visitada por otros animales como insectos (obs. pers.).

1.7. Justificación

En los últimos años se ha observado un aumento en la pérdida de las áreas naturales de la Ciudad de México, como consecuencia del rápido crecimiento de la mancha urbana, lo que ha impactado gravemente a los bosques y matorrales de las montañas de la Cuenca de México (Romero y Velázquez, 1999; Ezcurra, 1996; Bazant, 2001; Ezcurra *et al.*, 2006; Scheimbaum, 2008). Por ello, las áreas naturales que aún persisten son de gran importancia para la protección, restauración y conservación de la biodiversidad y funcionalidad, así como para los habitantes de la Ciudad de México ya que en esas áreas se generan múltiples

servicios ambientales, como la recarga de los acuíferos que suministran una cantidad importante de agua al Distrito Federal (Romero y Velázquez, 1999; Soto *et al.*, 2000; Pisanty *et al.*, 2009).

El Pedregal del Xitle es una de las áreas naturales que ha perdido año tras año (3.5 %) una cantidad considerable de vegetación debido a la urbanización. Para mantener la poca superficie que queda ($80Km^2$), se han hecho numerosos esfuerzos de conservación, entre los que destacan la creación de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en Ciudad Universitaria, el parque Ecoguardas y el Parque Ecológico de la Ciudad de México (Bonfil *et al.*, 2000; Cano-Santana *et al.*, 2006).

La zona que hoy abarca el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) ha sufrido un gran deterioro debido a un asentamiento de precaristas y a los principios de la construcción de un fraccionamiento urbano de clase alta. Esto conllevó a la remoción de gran parte del sustrato para utilizar las rocas como material de construcción y ocasionó así distintos grados de disturbio y la pérdida de una gran parte del matorral xerófilo (Bonfil *et al.*, 2000). Considerando la cobertura de la vegetación y la fragmentación del sustrato, es posible identificar diferentes grados de perturbación en el matorral xerófilo del PECM: alto, intermedio y bajo o conservado. En los sitios con perturbación alta la vegetación fue eliminada por completo y el sustrato basáltico fue muy fragmentado, en los sitios con perturbación intermedia la remoción de la vegetación y la fragmentación de la roca basáltica fueron parciales y en aquellos con baja perturbación o conservados no hubo remoción de la vegetación ni fragmentación del sustrato basáltico (Mendoza-Hernández *et al.*, 2013). Una vez suspendidas las actividades de construcción, se inició un proceso de recolonización por parte de especies del propio matorral y por otras afines al disturbio. Una de las especies que ha colonizado el matorral perturbado es *Castilleja tenuiflora* (Soberón *et al.*, 1991; Alcantar y Pisanty en preparación).

Para poder llevar a acabo la restauración y conservación de las áreas naturales que aun persisten en la Ciudad de México, que están sujetos a fuertes presiones y a distintos grados de deterioro, es importante entender los procesos de sucesión y regeneración que se

dan en ellas. Los procesos poblacionales involucrados en la sucesión pueden ser muy complejos. Se ha observado, por ejemplo, que el establecimiento de *Sedum oxipetalum*, que es la especie dominante en el matorral conservado del PECM (Soberón *et al.*, 1991; Bonfil *et al.*, 1997; Martínez-Villegas *et al.*, 2012) es difícil en zonas perturbadas tanto a partir de semillas (Martínez-Villegas *et al.*, 2012) como de partes vegetativas (Santillán-Carvantes, 2013). Por ello es importante conocer la dinámica poblacional de otras especies que posiblemente colonizan estos sitios más fácilmente y corresponden a etapas serales previas al establecimiento de las especies dominantes en el matorral conservado. En este sentido el estudio de la dinámica poblacional de *Castilleja tenuiflora* Benth. es relevante y es el objetivo del presente trabajo.

Adicionalmente cabe señalar que la ecología de una especie perenne que florece durante todo el año y que es hemiparásita facultativa de raíz merece ser estudiada porque puede tener efectos en la estructura de la comunidad vegetal y en el proceso sucesional por la ocupación y creación de microsítios, por su carácter hemiparásito y por los recursos que pueda ofrecer a algunos animales, como a los polinizadores, al producir flores durante todo el año.

Capítulo 2

Objetivos e Hipótesis

2.1. Objetivo general

Describir la dinámica poblacional de *Castilleja tenuiflora* en una zona de perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), así como los procesos de asignación diferencial de recursos de los individuos con el fin de identificar los aspectos ecológicos que permiten la colonización de un matorral perturbado por parte de esta especie.

2.2. Objetivos particulares

- Determinar las tasas de mortalidad y de fecundidad de la población de *C. tenuiflora*.
- Determinar la tasa y el porcentaje final de germinación en condiciones naturales y controladas.
- Determinar la tasa finita de crecimiento de la población como una aproximación a su adecuación.
- Determinar la sensibilidad y la elasticidad con el fin de conocer la contribución absoluta y la relativa de cada uno de los procesos que contribuyen a la tasa finita de crecimiento.

- Determinar el patrón fenológico de *C. tenuiflora* en el sitio de estudio.

2.3. Hipótesis

Considerando que *C. tenuiflora* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México:

- Es característica de zonas perturbadas y está reconocida por Rzedowski y Rzedowski (2001), como una especie secundaria.
- Se encuentra en zonas que correspondían a un matorral xerófilo cerrado que sufrió distintos grados de disturbio, que incluye a una perturbación intermedia.
- Las tasas de mortalidad y fecundidad son distintas en las diferentes categorías de una población estructurada (Silvertown *et al.*, 1993).
- La distribución de la categoría y la acumulación de biomasa responde, al menos parcialmente, a las condiciones ambientales en las que se encuentran los individuos (Steams, 1976).

Se espera que:

- La tasa finita de crecimiento sea mayor a uno, al menos a corto plazo, pues la especie está colonizando un hábitat perturbado.
- La tasa de mortalidad y la de fecundidad sean diferenciales y estén determinadas por el tamaño de las plantas.
- La asignación diferencial de recursos a hojas, tallos, flores, frutos y raíces tenga un patrón estacional indicando que responde, a corto plazo, a las condiciones predominantes en su zona de distribución en el PECM.

Capítulo 3

Materiales y Métodos

3.1. Sitio de estudio

El Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) se localiza al sur del Distrito Federal, a una altitud entre 2400 y 2900 m.s.n.m. y entre los 19°15' 32" N y 99 °12' 1.9" O (Martínez-Romero, 1997; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013), en el área conocida como Suelo de Conservación del D.F. Se encuentra dentro de la delegación Tlalpan, específicamente en la parte media de la Sierra del Ajusco (Figura 3.1). Cuenta con una superficie de 727 ha y forma parte del Pedregal del Xitle (Figura 3.2) (Cano-Santana *et al.*, 2006).

El clima en el PECM es templado sub-húmedo con lluvias en verano; presenta un verano caluroso, con un periodo de lluvias, que se extiende de fines de mayo a mediados de octubre, y un invierno frío, con algunas precipitaciones y un marcado periodo de estiaje durante la primavera. La temperatura promedio anual es de 15.6°C y la precipitación anual de 717 a 918 mm (Mendoza-Hernández *et al.*, 2013) (Figura 3.3).

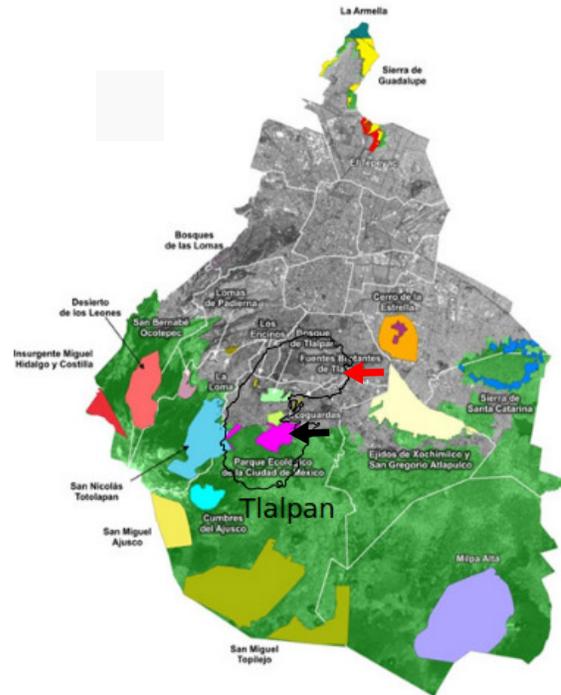


Figura 3.1: Localización del Parque Ecológico de la Ciudad de México (flecha negra) dentro del derrame del Xitle (flecha roja) en el Distrito Federal



Figura 3.2: Áreas de conservación en el Pedregal del Xitle (en gris) A) Reserva de Ciudad Universitaria, B) Cerro Zacaltépetl, C) Sistemas de cuevas Padierna, D) Bosque de Tlalpan, E) Cuicuilco, F) Ecoguardas, G) Fuentes Brotantes y H) Parque Ecológico de la Ciudad de México. Tomado de Cano-Santana *et al.* (2006).

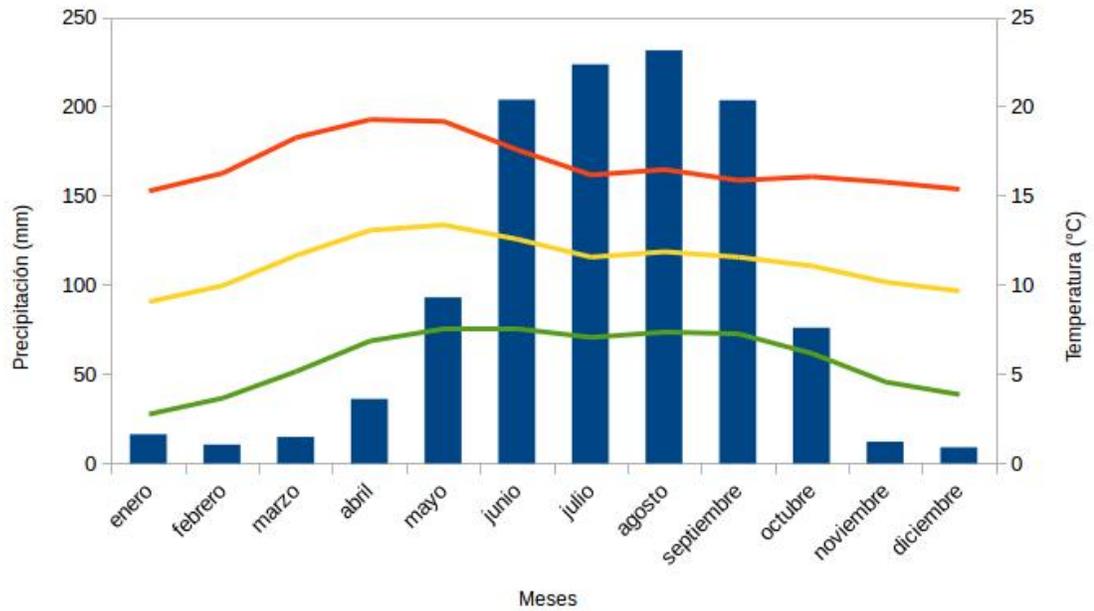


Figura 3.3: Climograma del sitio de estudio realizado a partir de los datos de la estación meteorológica Ajusco (periodo 1951 - 2010). La precipitación es representada con barras, la temperatura máxima con una línea anaranjada, la media con una línea amarilla y la mínima con una línea verde.

El sustrato de este lugar está compuesto principalmente por andosoles, que corresponden a un sustrato muy somero, seguido por litosoles y por feozems. Debido a la predominancia de estos suelos la mayor parte del sustrato en el PECM es pobre en materia orgánica, y es ligeramente ácido (Soberón *et al.*, 1991).

En el PECM se encuentran diferentes tipos de comunidades vegetales, como bosques de encino (*Quercus* spp.), de pino-encino (*Pinus-Quercus*) y de abetos (*Abies*), así como el matorral xerófilo. Durante la década de 1980, el PECM sufrió una serie de disturbios ocasionados por asentamientos humanos irregulares, que afectaron sobre todo al matorral xerófilo. Por esta razón y considerando la relevancia ecológica de esta región, las 727 ha localizadas en las faldas del volcán Ajusco que actualmente conforman el PECM, fueron decretadas como área sujeta a protección ecológica en 1989 (Bonfil *et al.*, 2000; Cano-Santana *et al.*, 2006; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013).

El matorral xerófilo en la zona de estudio se desarrolla en un campo de lava con suelos poco profundos y las especies predominantes son: *Agave salmiana* B. Otto ex Salm-Dick,

Ageratina glabrata Kunth., *Bouvardia terniflora* (Cav) Schl., *Dahlia coccinea* Cav., *D. merckii* Lehm., *Eupatorium pazcuarensis* Kunth., *Muhlenbergia macroura* (Kunth) Hitchc., *Salvia mexicana* L., *Sedum oxypetalum* K.B.K., *Pittocaulon praecox* DC. y *Verbesina virgata* CavCav. (Mendoza-Hernández *et al.*, 2013).

3.2. Especie de estudio: *Castilleja tenuiflora* Benth

Castilleja tenuiflora Benth. (Figura 3.4) es una planta herbácea perenne y hemiparásita facultativa de raíz perteneciente a la familia Orobanchaceae (Alvarado-Cárdenas, 2008). Llega a medir de 30 cm a 1 m de alto, el tallo es erecto y muy ramificado con hojas sésiles, levemente auriculadas en la base y dispuestas en espiral (linear-lanceoladas) que miden de 1 a 4.5 cm de largo. El ápice es piloso-hirsuto y agudo u obtuso. Las flores están dispuestas en inflorescencias racemosas, con brácteas lanceoladas rojas o ligeramente anaranjadas, cuenta con un cáliz de 2 a 3 cm de largo, con el ápice teñido de rojo o anaranjado y lóbulos dentados; la corola presenta una coloración amarilla o verde y llega a medir hasta 4.5 cm de largo. Produce semillas elipsoidales de color café de 1.8 mm de largo (Rzedowski y Rezedowski, 2001) (Figura 3.5).

Las semillas de *C. tenuiflora* han sido clasificadas como ortodoxas y son tolerantes al enfriamiento. Su germinación presenta oscilaciones marcadas, que responden a la estacionalidad y a la edad de las semillas, son indiferentes a la calidad de luz, y además, a pesar de que es una parásita facultativa de raíz, no depende de la presencia de una planta a la cual pueda parasitar (Belmont-Osuna, 2014). La germinación es fundamental para las poblaciones de esta especie porque solo se propaga por reproducción sexual.



Figura 3.4: *Castilleja tenuiflora* (flecha azul) en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (Fotografía: Luisa A. Granados)



Figura 3.5: Fruto y semillas de *Castilleja tenuiflora* (Fotografía: Luisa A. Granados)

Castilleja tenuiflora habita en bosques de coníferas y de encinos, matorrales, pastizales, bordes de cultivo y orillas de camino (Rzedowski y Rezedowski, 2001). Se distribuye del

norte de México hasta Centroamérica, en altitudes entre 2300 y 3300 m. En México se localiza en Aguascalientes, Baja California, Chiapas, Coahuila, Colima, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas (Alvarado-Cárdenas, 2008).

3.3. Método

3.3.1. Selección de la zona de trabajo

El matorral del Parque Ecológico de la Ciudad de México presenta muchos grados de perturbación que se manifiestan en la cobertura de la vegetación y en la fragmentación del sustrato. La magnitud de la perturbación se determinó cualitativamente con base en el grado de remoción de la roca del sustrato. Las zonas totalmente perturbadas son aquellos sitios del matorral xerófilo donde fue total la remoción de la parte aérea de la vegetación y el sustrato fue severamente fragmentado y se encontraba suelto. Las zonas de perturbación intermedia son aquellas donde la remoción de la vegetación y la fragmentación de la roca fueron parciales; y los sitios donde no se observó remoción de vegetación ni fragmentación de la roca basáltica se consideraron zonas no perturbadas (conservadas).

Con base en los criterios de perturbación anteriormente descritos, se eligió una zona del matorral xerófilo con perturbación intermedia en el PECM, en donde *C. tenuiflora* era frecuente. Esta zona mide $274.24m^2$ y su aspecto varía marcadamente con las épocas de precipitación y de sequía (Figura 3.6).

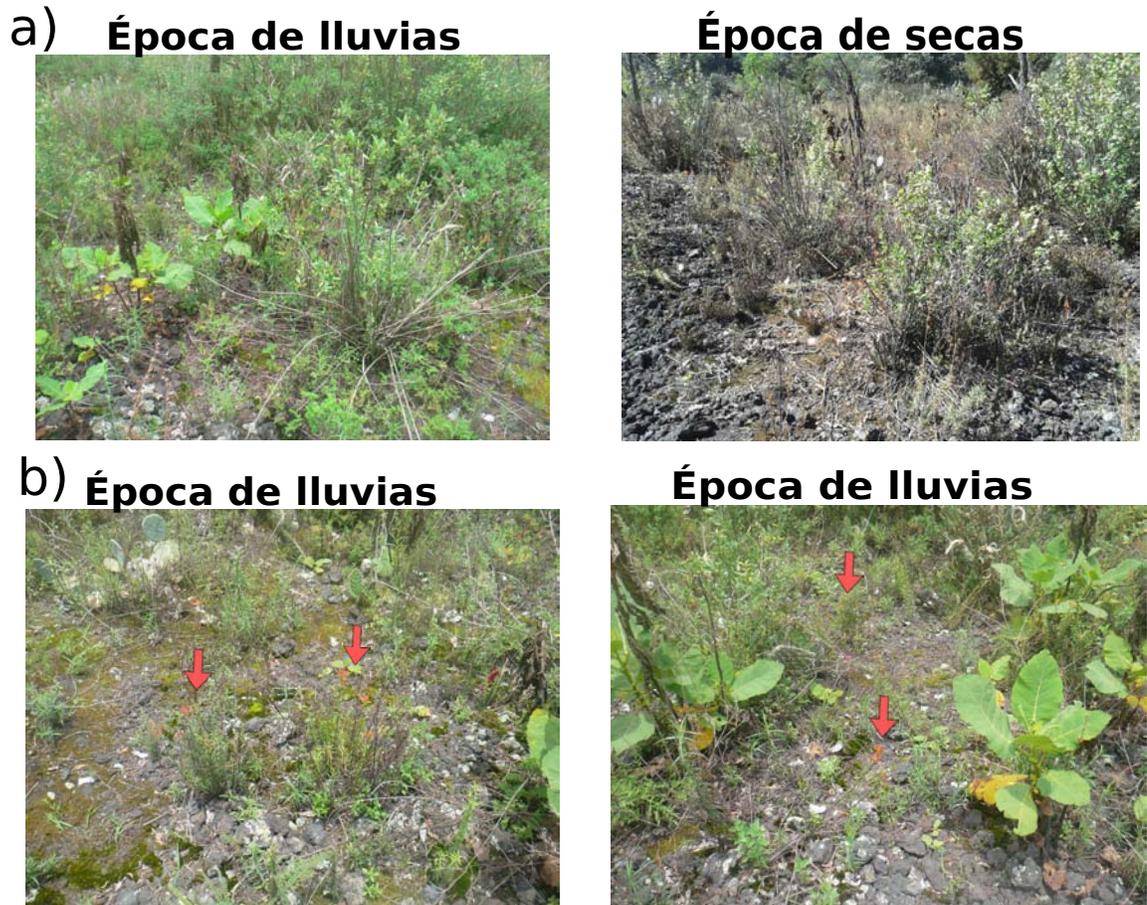


Figura 3.6: Zona de trabajo en el Parque Ecológico de la Ciudad de México con perturbación intermedia, en donde se encuentra *Castilleja tenuiflora*. a) zona de trabajo durante la época de lluvias y de seca. b) zona de trabajo durante la época de lluvias. Se muestran algunos individuos de la especie de estudio (señalados con flechas rojas) (Fotografía: Luisa A. Granados)

3.3.2. *Dinámica de la población y patrón fenológico*

Para describir la dinámica poblacional de *C. tenuiflora* así como su comportamiento fenológico, se hicieron recorridos en la zona seleccionada y se marcó un total de 210 individuos con etiquetas metálicas. Posteriormente, de julio de 2013 a julio de 2014 se tomaron las siguientes medidas mensuales en todos los individuos presentes: altura (en cm) y cobertura (en cm) utilizando una cinta métrica, el número de ramas de cada uno de los órdenes, número de inflorescencias, número de flores, número de infrutescencias y número de frutos. La altura de cada individuo fue medida desde el suelo hasta la parte más alta de sus ramas. Las ramas se consideraron de primer orden si salían directamente de la parte subterránea y se encontraban al ras del suelo. Las ramas de segundo orden se forman a partir de las del

primer orden, y así sucesivamente (Figura 3.7). Para la categorización de tamaños de las plantas se utilizaron las ramas de primer orden.

Para el conteo de las flores se consideraron cuatro estadios: primordios florales, flores jóvenes (flores que aún no están en antesis), flores maduras (flores en antesis) (Figura 3.8) y flores seniles (flores post-antesis). En el caso de los frutos, también se tomaron en cuenta diferentes estadios, que fueron fruto joven, maduro y senil; estos últimos corresponden a frutos abiertos que en general ya no tienen semillas.

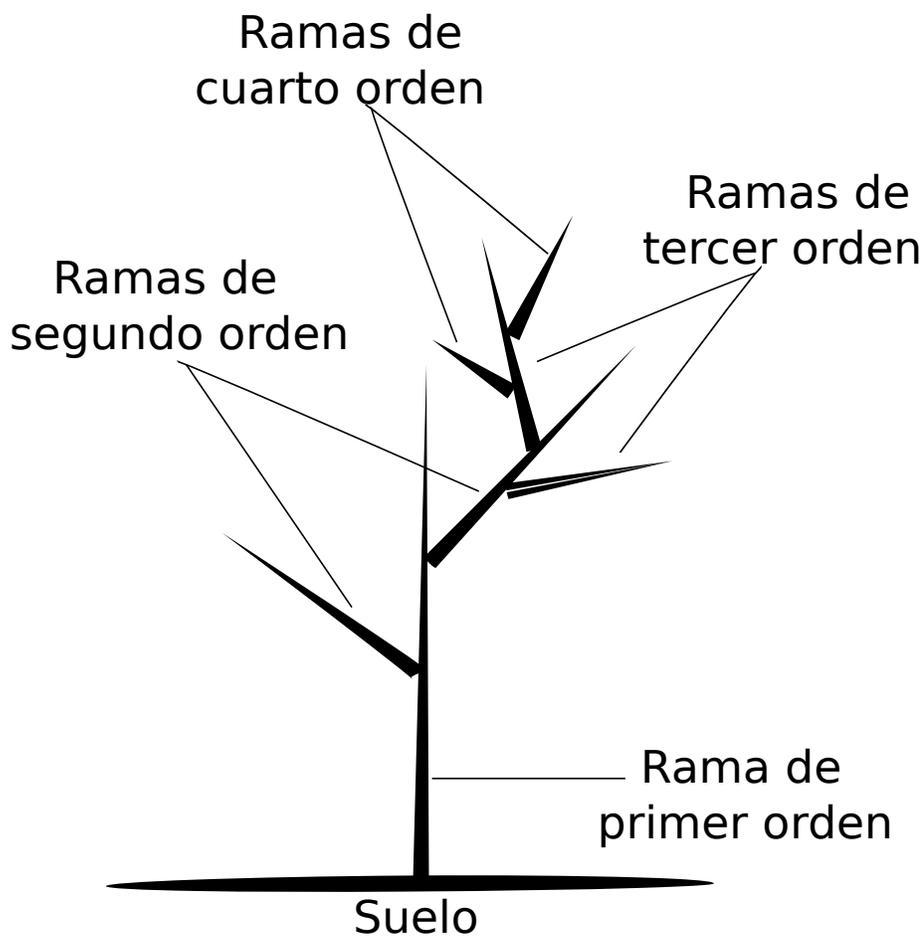


Figura 3.7: Esquema de ramas de primer, segundo, tercer y cuarto orden identificadas en los individuos de la población de *Castilleja tenuiflora*



Figura 3.8: Estadios de las flores de *Castilleja tenuiflora*: a) primordios florales, b) flores jóvenes (pre-antesis), c) flor madura (antesis). Se señala el cáliz, la corola y el estilo (Fotografía Luisa A. Granados).

3.3.3. Tasa de germinación

Durante noviembre de 2012 se colectaron las semillas de la especie de estudio en la zona de trabajo, haciendo recorridos libres y tomando las semillas de individuos que no estuvieran considerados para el estudio de la dinámica poblacional. Las semillas colectadas se almacenaron durante cinco meses en el laboratorio en un sitio no expuesto a la luz, seco y fresco, en espera del inicio de la temporada de lluvias.

Para determinar la tasa de germinación en condiciones naturales, en abril de 2013 (cuando empiezan las lluvias intermitentes que preceden a la temporada de lluvias) se colocó 4750 de las semillas colectadas en 95 unidades experimentales, representadas por contenedores hechos de tela de propileno, marca magitel, de aproximadamente 8cm x 8cm x 8cm (Figura 3.9). Cada uno de los contenedores contaba con suelo de la zona de trabajo y con 50 semillas de la especie de estudio.



Figura 3.9: Contenedor de tela de germinación colocada en la zona de trabajo

Las 95 unidades experimentales se colocaron individualmente y de manera no sistemática en diferentes puntos de la zona en la que se encuentran los individuos considerados para el análisis demográfico, a modo de que quedaran protegidas del paso de las personas que visitan el parque, y con el fin de que estuvieran expuestas a condiciones naturales pero que fuera posible recuperarlas. Cada mes se colectaron cinco de los contenedores, escogidos mediante una tabla de números al azar, e inmediatamente se revisó el número de semillas que germinaron.

Para conocer la tasa de germinación en condiciones controladas las semillas que no germinaron en condiciones naturales, es decir, las que no germinaron en las cinco unidades experimentales colectadas mensualmente de la zona de trabajo fueron *recuperadas* y llevadas al laboratorio, donde se colocaron en cajas de Petri de 8.8cm de diámetro con agar al 10%. Las semillas recuperadas de los cinco contenedores fueron colocadas en un número igual de cajas de Petri y se trasladaron a una cámara de germinación, a una temperatura entre 25°C y 35°C, con un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad. Es importante mencionar que el número de semillas recuperadas sembradas en las cajas de Petri dependió del número de semillas que germinaron en condiciones naturales y, además, las semillas recuperadas no se mezclaron para ser colocadas en la cámara de germinación.

Al mismo tiempo que fueron colocadas las semillas recuperadas en las cámaras de ger-

minación, se colocaron semillas que se mantuvieron almacenadas (*semillas control*) en cajas de Petri de 8.8cm de diámetro con agar al 10 %. El número de semillas control colocadas en las cajas de Petri y la cantidad de cajas puestas en la cámara de germinación dependieron del número de semillas recuperadas mensualmente.

Las semillas recuperadas y control colocadas en la cámara de germinación se revisaron diariamente para determinar el momento de la germinación y cuántas germinaban cada día. Estos datos, junto con los de las semillas que germinaron en condiciones naturales, se utilizaron para calcular la velocidad (tasa) y el porcentaje final de germinación (Figura 3.10).



Figura 3.10: Método utilizado para obtener la tasa y el porcentaje de germinación en condiciones naturales y controladas

3.3.4. Patrón de asignación diferencial de recursos

La asignación diferencial de recursos se estimó a partir de colectas de 20 individuos completos, que eran desenterrados cuidadosamente con el fin de conservar el tejido aéreo y radicular (Figura 3.11). La primera colecta se hizo en septiembre de 2013, y correspondió al término de la época lluvias. Las siguientes colectas se realizaron en diciembre de 2013 (época de nortes), en marzo de 2014 (época de secas), cuando aparecieron los rebrotes y en junio 2014 (inicio de la época de lluvias). Los individuos se seleccionaron por medio de recorridos en las zona de trabajo sin considerar a los marcados para el estudio demográfico.



Figura 3.11: Colecta de individuo completo con el fin de determinar el patrón de asignación diferencial de recursos (Fotografía: Luisa A. Granados).

Inmediatamente después de la colecta se separaron los tejidos aéreos (tallos, hojas y estructuras reproductivas) de la raíz, y se pusieron en bolsas de papel estraza. Finalmente, el tejido vegetal separado se secó inmediatamente después en un horno (Cole Parmer La-

boratoy Ovens 5051-54) a una temperatura de 80°C durante 48 horas, con el fin de poder obtener su peso seco. Posteriormente, las diferentes partes de cada uno de los individuos fueron pesadas en una balanza analítica con una precisión de 0.0005 (Sartorius AG Göttingen LA120S).

3.4. Análisis de resultados

3.4.1. *Dinámica poblacional*

Para determinar la dinámica de la población de *C. tenuiflora*, se identificaron 11 categorías (Tabla 3.1), nueve de las cuales se basaron en los individuos muestreados en el mes de julio de 2013 y se determinaron usando el número de ramas verdes de primer orden (aquellas que surgen desde el suelo) y de la condición del tejido aéreo, es decir si se encontraba seco o sin parte aérea visible. Ninguna de las categorías presentó menos de 5 individuos. Las otras dos categorías (plántulas y semillas) se obtuvieron a partir del número de plántulas que emergieron y fueron identificadas en condiciones naturales en el sitio de trabajo y que fueron identificadas, en el primer caso, y del porcentaje de germinación obtenido en la cámara de germinación, en el segundo caso. Las plántulas se cuantificaron a partir de las observadas en los contenedores de tela, ya que fue prácticamente imposible reconocerlas fuera de ellos en el sitio de estudio. Con base en estas categorías y en su comportamiento a lo largo del tiempo se construyó una matriz de transición de Lefkovitch.

La matriz de transición fue construida promediando las transiciones, retrogresiones y permanencias observadas mensualmente en la población, a partir de julio de 2013 (debido a que se categorizó a los individuos con los datos obtenidos en este mes) y hasta julio de 2014, para así describir detalladamente su dinámica. El número de plántulas registradas de la forma anteriormente descrita se utilizó para calcular la transición de semilla a plántulas. Dado que las plántulas de los contenedores de tela no llegan a establecerse, se consideró a los individuos de la nueva cohorte identificados en la zona de trabajo para calcular la transición de plántulas a la categoría 1. Los individuos pertenecientes a la cohorte de 2014 fueron identificados por medio de recorridos detallados de la zona de estudio, a modo de que se censó a todos los presentes en el área muestreada, y se les ubicó generalmente en

la categoría 1, por tener una sola rama primaria. Cabe señalar que la imposibilidad de reconocer plántulas recién emergidas de *C. tenuiflora* de las de otras especies puede resultar en una subestimación de la tasa de mortalidad en la transición de semilla a plántulas y de plántulas a categoría 1. Para determinar la tasa de mortalidad de la población, se consideró un individuo como muerto cuando no era posible identificar sus partes aéreas ni subterráneas en el sitio correspondiente.

Tabla 3.1: Categorías de estado y tamaño de *Castilleja tenuiflora* utilizadas para la construcción de la matriz de transición de Lefkovitch

Categoría	Características
Semillas	Porcentaje de semillas germinadas en cámaras de ambientes controlados
Plántulas	Plántulas observadas en el sitio de trabajo más plántulas en los contenedores de tela colocados en campo
1	De 1 a 2 ramas de primer orden
2	De 3 a 4 ramas de primer orden
3	De 5 a 6 ramas de primer orden
4	De 7 a 8 ramas de primer orden
5	De 9 a 10 ramas de primer orden
6	De 11 a 14 ramas de primer orden
7	De 15 a 29 ramas de primer orden
8	Tejido aéreo seco
Subterránea	Sin tejido aéreo

Con el fin de conocer la fecundidad de esta población se colectaron 100 frutos producidos por un número igual de individuos que no estuvieran incluidos en la muestra para el análisis demográfico y se contaron las semillas producidas por cada uno de esos individuos, inmediatamente después de abierto el fruto. De esta forma, se determinó el número promedio de semillas por fruto. La fecundidad se calculó a partir del número promedio de semillas producidas por fruto multiplicado por el número de frutos en cada categoría entre el total de individuos en cada categoría (fórmula 3.1).

$$Fecundidad = \frac{(\text{promedio de semillas producidas por fruto})(\text{total de frutos en cada categoría})}{\text{total de individuos con frutos en cada categoría}} \quad (3.1)$$

El ciclo de vida de *C. tenuiflora* fue construido a partir de la matriz anual de transición y en su representación gráfica se incorporaron la fecundidad, la retrogresión, la permanencia y el crecimiento.

Se utilizó el programa MATLAB 2015, en el que se calcularon los eigenvalores y eigenvectores de la matriz de transición de Lefkovitch construida con las categorías de la Tabla 3.1, para obtener la estructura estable de la población (\mathbf{w}), que es aquella en la que la proporción de individuos de cada categoría ya no cambia con el tiempo (Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005), así como la tasa finita de crecimiento (λ) y el valor reproductivo (\mathbf{v}). El eigenvalor positivo mayor obtenido corresponde a λ , mientras que los eigenvectores derecho e izquierdo relacionados con λ corresponden a la estructura estable de la población y al valor reproductivo, respectivamente (Caswell, 2001).

Una vez obtenida la estructura estable de la población, se realizó una prueba de x^2 para determinar si había diferencias significativas entre la estructura estable observada durante el periodo de trabajo y la obtenida con el programa. Después de obtener la tasa finita de crecimiento y los vectores izquierdo y derecho se calculó la sensibilidad a partir de la siguiente fórmula (3.2, Caswell, 2001):

$$S_{ij} = \frac{\mathbf{v}_i \mathbf{w}_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} \quad (3.2)$$

donde:

S_{ij} = Sensibilidad

\mathbf{v}_i = elementos del vector izquierdo (valor reproductivo)

\mathbf{w}_j = elemento del vector derecho (estructura estable)

$\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle = (\mathbf{w}_1)(\mathbf{v}_1) + (\mathbf{w}_2)(\mathbf{v}_2) + (\mathbf{w}_3)(\mathbf{v}_3) \dots + (\mathbf{w}_n)(\mathbf{v}_n)$

Posteriormente, utilizando la sensibilidad, la matriz de transición y la tasa finita de crecimiento, se obtuvo la elasticidad de la siguiente manera (fórmula 3.3, Caswell, 2001):

$$e_{ij} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda} \right) (S_{ij}) \quad (3.3)$$

donde:

e_{ij} = elasticidad

a_{ij} = entrada de la matriz \mathbf{A}

λ = tasa finita de crecimiento

S_{ij} = valor de sensibilidad

También se calculó el intervalo de confianza de λ de acuerdo con lo propuesto por Caswell (2001):

$$V(\lambda) = \sum \left(\frac{\delta\lambda}{\delta a_{ij}} \right) V(a) \quad (3.4)$$

donde:

$V(\lambda)$ = varianza de la tasa finita de crecimiento

$\delta\lambda$ = pequeña perturbación (o cambio) resultante en la tasa finita de crecimiento

δa_{ij} = pequeña perturbación (o cambio) de cada entrada de la matriz de transición

$V(a)$ = varianza de la matriz de transición

Debido a que la probabilidad de transición tiene una distribución binomial, la varianza de λ se obtuvo de la siguiente manera:

$$V(a_{ij}) = a_{ij} \left(\frac{1 - a_{ij}}{n} \right) \quad (3.5)$$

donde:

$V(a_{ij})$ = varianza de cada entrada de la matriz de transición

a_{ij} = entrada de la matriz de transición

n = número total de individuos en cada categoría

A partir de la matriz de elasticidad se calculó la contribución relativa de cada categoría a la tasa finita de crecimiento (λ) con la suma de cada una de las columnas de la matriz. También con base en la matriz de elasticidad se construyó un triángulo demográfico (Silvertown *et al.*, 1993) sumando los valores del crecimiento (entradas de la subdiagonal de la matriz de elasticidad), la supervivencia (entradas de la diagonal y la supradigonal de

la matriz de elasticidad) y la fecundidad (primer renglón de la matriz de elasticidad sin contar la primer celda).

Se construyeron matrices estacionales de la misma manera en la que se construyó la matriz anual de transición, es decir promediando las transiciones, retrogresiones y permanencias observadas en cada mes, con la finalidad de contar con una descripción detallada de la dinámica poblacional en las diferentes épocas que se presentan en el PECM. Para la época de lluvias se incluyó a los meses de julio a octubre 2013 y de mayo a julio 2014 (porque fue en este mes cuando se detuvo el muestreo); la época de nortes abarcó de noviembre 2013 a enero 2014, y finalmente la época de secas, que comprendió de febrero a abril 2014.

3.4.2. *Patrón fenológico*

Para describir el patrón fenológico de la población de *C. tenuiflora* se elaboró un fenograma (Dash y Dash, 2009) que representó la fenología de la planta a lo largo del periodo de trabajo. El conteo mensual del número de inflorescencias por planta y del número de flores por inflorescencia permitió identificar a los individuos en flor, y reconocer si la presencia continua de flores a lo largo del año se debe a que los individuos no florecen simultáneamente; es decir, a que siempre hay individuos en flor pero no son los mismos a lo largo del tiempo, o bien a que hay individuos que conservan las flores durante periodos prolongados.

Para determinar si había diferencias significativas en la producción total de flores entre los muestreos mensuales se realizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA), y cuando se encontraban diferencias en la producción total de flores en cada mes se hizo una prueba de Tukey.

3.4.3. *Tasa de germinación en condiciones naturales y controladas*

Utilizando los datos de las semillas que germinaron en el campo (condiciones naturales) y en la cámara de germinación (tanto recuperadas como control), se determinó el porcentaje final de germinación para cada tratamiento de la siguiente manera (fórmula 3.6):

$$\text{Porcentaje de germinación} = \frac{\text{número de semillas germinadas} * 100}{\text{número de semillas sembradas}} \quad (3.6)$$

La tasa máxima de germinación (velocidad de germinación) para las semillas en las tres condiciones experimentales se calculó utilizando la fórmula 3.7 (Fernández-Bravo *et al.*, 2006):

$$TG = \sum_{i=1}^x \frac{N_i T_i}{NSG} \quad (3.7)$$

donde:

TG = tasa máxima de germinación

N = número de semillas que germinaron en cada intervalo de tiempo (un mes)

T = tiempo transcurrido entre el inicio de la prueba y el fin de cada intervalo

NSG = número de semillas que germinaron en total

Posteriormente, se analizaron estos parámetros utilizando un análisis lineal generalizado (distribución de error binomial y función de ligamiento logit) para comparar la germinación. En el caso de las semillas expuestas a condiciones naturales se consideraron las diferentes fechas de colecta, que correspondieron a diferentes edades, y el número de semillas que germinó en cada uno de los contenedores de tela colectados. Para la germinación de las semillas recuperadas y control se consideró la exposición a condiciones naturales, el número de semillas germinadas en las cajas de Petri, tanto de las semillas recuperadas y las control, y la fecha de colecta.

3.4.4. *Asignación diferencial de recursos*

Para conocer la proporción de biomasa acumulada en las distintas partes de *C. tenuiflora* y en las diferentes temporadas del año se calculó el porcentaje del total del peso seco de la planta correspondiente a la parte aérea (hojas, tallos, flores y frutos) y a las raíces en cada una de las época de colecta. Posteriormente se realizó el cálculo de la proporción del tejido radicular y del tejido aéreo (*root/shoot ratio*) (fórmula 3.8) (Antos y Halpern, 1997):

$$R = W_{raíz}/W_{tejido\ aéreo} \quad (3.8)$$

donde:

R = tasa o proporción de tejido radicular y tejido aéreo

$W_{raíz}$ = peso seco del tejido radicular

$W_{tejido\ aéreo}$ = peso seco de la parte aérea de la planta (tallos, hojas, flores y frutos).

Cuando el valor de R es igual a uno, indica que se asigna la misma cantidad de recursos a la parte aérea y a la radicular; mientras que si es menor a uno, hay una mayor asignación de recursos a la parte aérea y, por el contrario, si el valor de R es mayor a uno, hay una mayor asignación de recursos a la parte radicular.

A fin de determinar si había diferencias entre el peso seco de las estructuras aéreas y subterráneas de *C. tenuiflora* en una misma época y entre épocas, se llevó a cabo un análisis de varianza de dos vías. Para cada época, se empleó un análisis de varianza de una vía para determinar si hay diferencias significativas entre las diferentes razones de raíz/tejido aéreo (*root/shoot ratio*) obtenidas. En ambos casos se realizó una prueba de Tukey cuando los valores de F fueron significativos.

Capítulo 4

Resultados

4.1. Dinámica poblacional

4.1.1. *Matriz de transición y tasa finita de crecimiento*

Durante la época de lluvias se observaron variaciones en el tamaño poblacional de *C. tenuiflora*. En agosto se observó el reclutamiento de 48 nuevos individuos en la población, no obstante, 9 de ellos y 42 individuos de la cohorte inicial murieron en septiembre. Posteriormente, de noviembre a febrero, el número de individuos en la población se mantuvo constante y en marzo, se registró un nuevo pulso de reclutamiento en la población (Figura 4.1).

Las categorías que presentaron un mayor número de individuos entre julio 2013 y julio 2014 son la 1 (1-2 ramas), 2 (3-4 ramas), 3 (5-6 ramas), 8 (tejido aéreo seco) y la subterránea (sin tejido aéreo), siendo las categorías intermedias las que presentan un menor número de individuos (Figura 4.2). El número promedio de individuos adultos por categoría fue de 48 (± 11) para la categoría 1, de 35 (± 4) para la categoría 2, de 22 (± 6) para la categoría 3, de 11 (± 3) para la categoría 4, de 9 (± 3) para la categoría 5 y para la categoría 6, de 6 (± 4) para la categoría 7, de 45 (± 8) para la categoría 8 y de 29 (± 9) para la categoría subterránea.

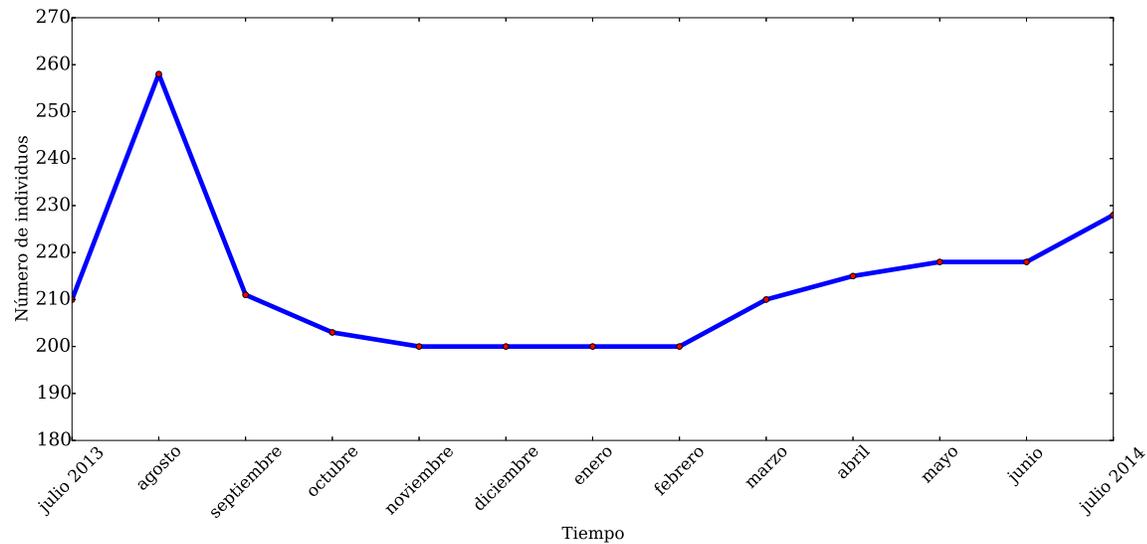


Figura 4.1: Número de individuos en la población de *Castilleja tenuiflora* durante el periodo de julio 2013 a julio 2014 en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México

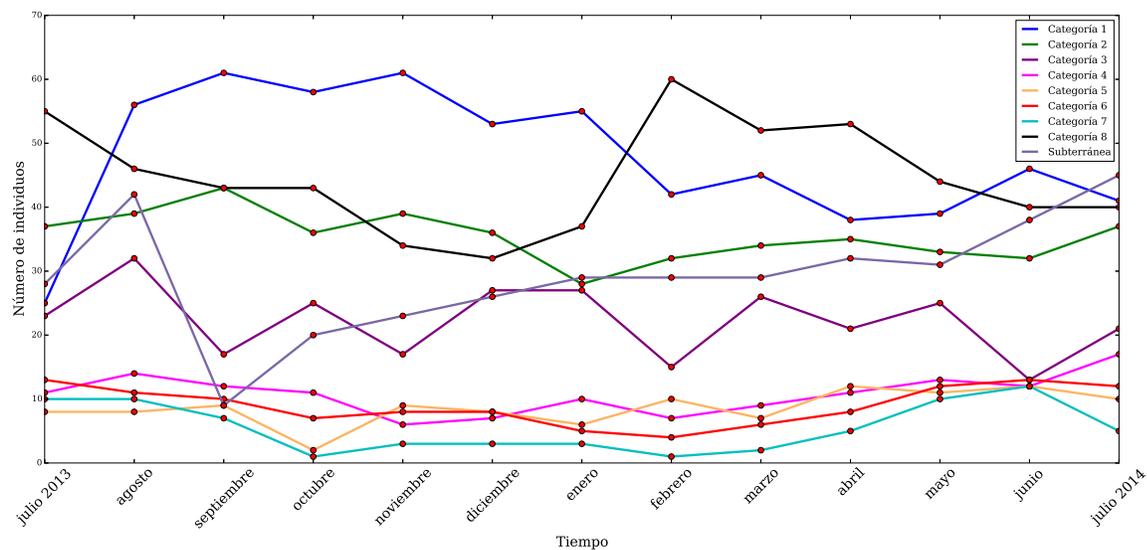


Figura 4.2: Número de individuos de *Castilleja tenuiflora* por categoría de ramas primarias durante el periodo de julio 2013 a julio 2014 en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México sin considerar a las semillas ni a las plántulas. Categoría 1= 1 a 2 ramas, Categoría 2= 3 a 4 ramas, Categoría 3= 5 a 6 ramas, Categoría 4= 7 a 8 ramas, Categoría 5= 9 a 10 ramas, Categoría 6= 11 a 14 ramas, Categoría 7= 15 a 29 ramas, Categoría 8= tejido aéreo seco, Subterránea= sin tejido aéreo

Los individuos de esta población comenzaron a ser reproductivos a finales de la época de lluvias (octubre), por lo que de julio a septiembre de 2013 no hubo producción de frutos. La probabilidad de que las categorías 1 a la 7 fueran reproductivas fue diferente dependiendo

de la temporada. Las primeras categorías (1, 2, y 3) mantuvieron una producción constante de frutos, y la categoría 2 los produjo continuamente desde octubre 2013 hasta julio 2014. A partir del mes de enero 2014 hasta el final del periodo de trabajo, la mayoría de las categorías tenían individuos con frutos aunque enero y mayo 2014 fueron los únicos meses en los que se registró fructificación en todas las categorías (Figura 4.3).

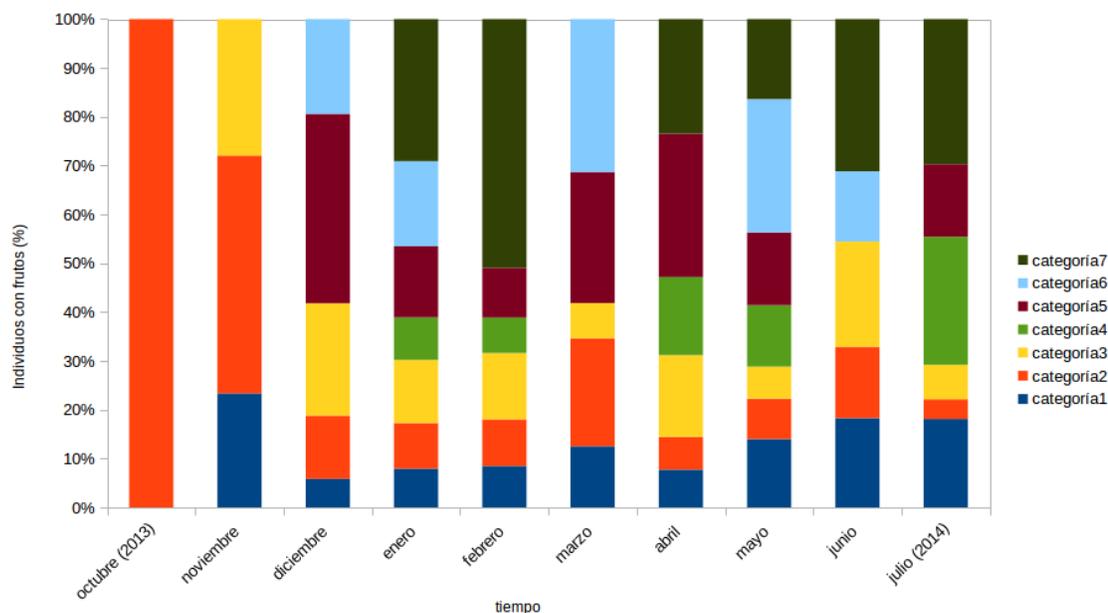


Figura 4.3: Porcentaje de individuos con frutos en cada categoría (número de de ramas de primer orden) a partir de que los individuos comenzaron a producir frutos hasta julio 2014 en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Categoría 1= 1 a 2 ramas, Categoría 2= 3 a 4 ramas, Categoría 3= 5 a 6 ramas, Categoría 4= 7 a 8 ramas, Categoría 5= 9 a 10 ramas, Categoría 6= 11 a 14 ramas, Categoría 7= 15 a 29 ramas, Categoría 8= tejido aéreo seco, Subterránea= sin tejido aéreo

El ciclo de vida de *C. tenuiflora* (Figura 4.4) muestra que esta especie, a partir de la categoría de plántulas, no sólo puede crecer al tamaño subsiguiente, sino que tiene la capacidad de que los individuos de las primeras categorías (plántulas y de categoría 1 en adelante) pasen a las categorías mayores, incluso hasta la categoría 7 en un año. También hay una alta probabilidad de que los individuos permanezcan en la misma categoría; salvo en la categoría de plántulas que fue la única que no muestra permanencia. Como ya se mencionó, *C. tenuiflora* ya es reproductiva desde las primeras categorías de tamaño (categoría 1) y, además, los individuos pueden disminuir su tamaño (retrogresión) hasta llegar a tener sólo una rama de primer orden.

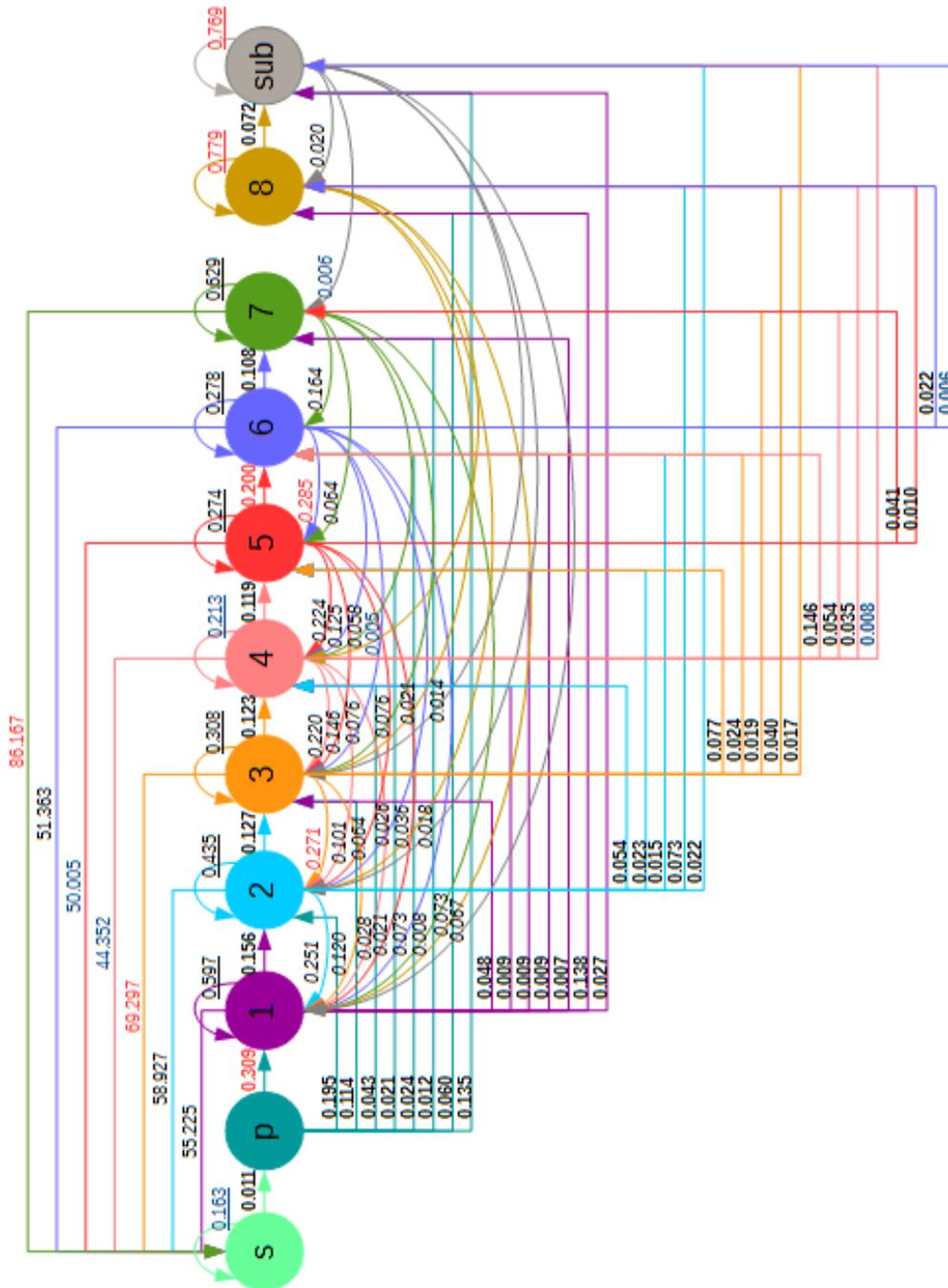


Figura 4.4: Ciclo de vida de *Castilleja tenuiflora* que muestra las transiciones de crecimiento (valores en negritas) permanencia (valores subrayados), retrogresión (valores en cursivas) y fecundidad (valores en las parte de arriba del ciclo) en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Los círculos representan las categorías. Los dos valores más altos de cada proceso son marcados en rojo y los dos valores más bajos son señalados en azules.

La matriz anual de transición (Tabla 4.1), que representa el comportamiento de las

diferentes categorías de julio de 2013 a julio de 2014, mostró una alta probabilidad de que los individuos en las categorías 8, subterránea, 7 y 1 permanezcan en la misma categoría (0.779, 0.769, 0.629 y 0.597, respectivamente). Los valores de retrogresión, ubicados por encima de la diagonal corresponden a individuos que presentaron la pérdida de ramas de primer orden, dado que en esta especie no se ha registrado clonalidad. También se observó que existe la probabilidad de que los individuos cuyas partes aéreas desaparecieron en cierto momento (categoría subterránea) emerjan en las categorías 1, 2, 3 e incluso 7.

Tabla 4.1: Matriz de transición de Lefkovitch de *Castilleja tenuiflora* construida con las categorías de la Tabla 3.1, (s=semillas, p=plántulas, 1= 1 a 2 ramas, 2= 3 a 4 ramas, 3= 5 a 6 ramas, 4= 7 a 8 ramas, 5= 9 a 10 ramas, 6= 11 a 14 ramas, 7= 15 a 29 ramas, 8= tejido aéreo seco, sub= sin tejido aéreo). Los valores en cursivas indican la fecundidad de cada categoría, los valores en negritas corresponden a la permanencia y los valores subrayados las cuatro probabilidades más altas en la matriz. N= número de individuos en cada categoría. qx= tasa de mortalidad de cada categoría

	s	p	1	2	3	4	5	6	7	8	sub
s	0.163	<i>0.000</i>	<i>55.225</i>	<i>58.927</i>	<i>69.297</i>	<i>44.352</i>	<i>50.005</i>	<i>51.363</i>	<i>86.167</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>
p	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
1	0.000	0.224	<u>0.597</u>	0.251	0.120	0.028	0.021	0.073	0.008	0.073	0.067
2	0.000	0.237	0.156	0.435	0.271	0.101	0.064	0.026	0.000	0.036	0.018
3	0.000	0.118	0.048	0.127	0.308	0.220	0.146	0.076	0.076	0.021	0.014
4	0.000	0.066	0.009	0.054	0.123	0.213	0.224	0.125	0.058	0.005	0.000
5	0.000	0.026	0.009	0.023	0.077	0.196	0.274	0.285	0.064	0.000	0.000
6	0.000	0.026	0.009	0.015	0.024	0.146	0.200	0.278	0.164	0.000	0.000
7	0.000	0.013	0.007	0.000	0.019	0.054	0.041	0.108	<u>0.629</u>	0.000	0.006
8	0.000	0.026	0.138	0.073	0.040	0.035	0.010	0.022	0.000	<u>0.779</u>	0.020
sub	0.000	0.145	0.027	0.022	0.017	0.008	0.000	0.006	0.000	0.072	<u>0.769</u>
N	1786	76	25	37	23	11	8	13	10	55	28
qx	0.000	0.118	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.000	0.000	0.013	0.097

Se registraron muertes en cuatro categorías con distintas probabilidades: en las plántulas (qx=0.118), en la categoría 5 (qx=0.020), en la categoría 8 (qx=0.013) y en la categoría de subterránea (qx=0.097). Cabe subrayar que la mayor tasa de mortalidad correspondió a las plántulas y la menor a las plantas que muestran partes aéreas ya secas.

La tasa finita de crecimiento (λ) fue de 1.27 (± 0.21), lo que indica que esta población de *C. tenuiflora* está creciendo del 6% al 48% cada año. La estructura estable de

la población (\mathbf{w}) mostró una mayor proporción de individuos en la categoría de semillas (0.9658), seguida por las plántulas (0.0081), la categoría 1 (0.0070) y la categoría 2 (0.0046), mientras que las categorías 6 y 7 presentaron pocos individuos (0.0009 y 0.0007 respectivamente) (Figura 4.5). No se encontraron diferencias significativas entre la estructura de la población esperada y la observada durante el tiempo de trabajo en el PECM ($\chi^2=0.012$, $gl=10$, $p=1.000$).

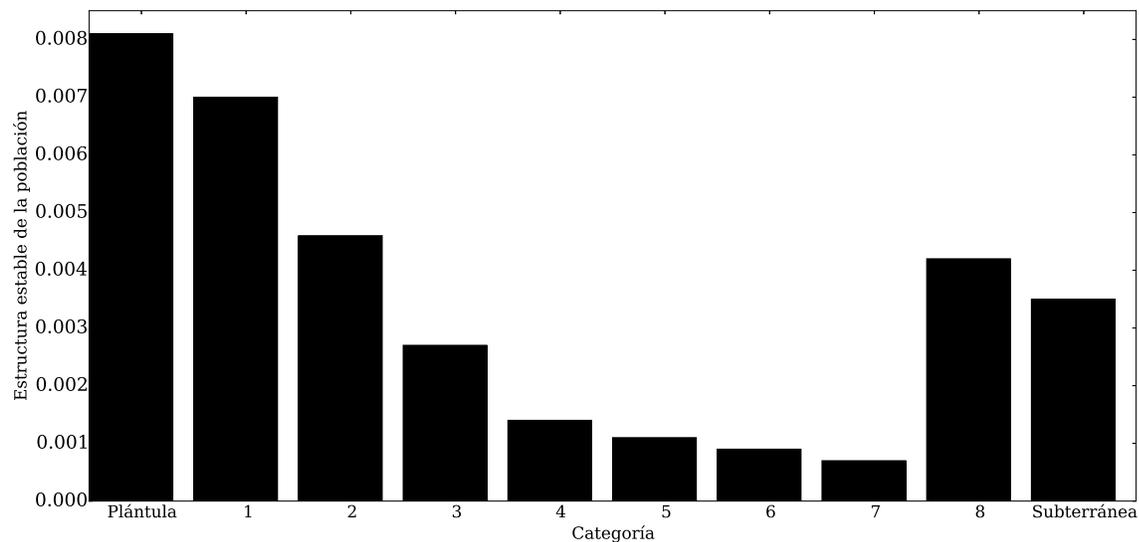


Figura 4.5: Estructura estable de la población (\mathbf{w}) de *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México. La categoría de semillas, que representa el 0.9658 de la población, no se muestra en esta gráfica con fines de claridad.

El valor reproductivo obtenido para la población de *C. tenuiflora* mostró valores altos en las categorías 7 (416.83), 5 (346.90) y 4 (320.83). Estos resultados indican que son estas tres categorías las que más contribuirán a la generación siguiente, como resultado tanto del número de descendientes que pueden dejar y de la tasa de supervivencia que presentan (Lemos *et al.*, 2005), mientras que la menor contribución será la de las categorías subterránea y la 8 cuyos valores reproductivos son 48.12 y 37.26 respectivamente dado que no cuentan con el tejido necesario para producir estructuras reproductivas (Figura 4.6).

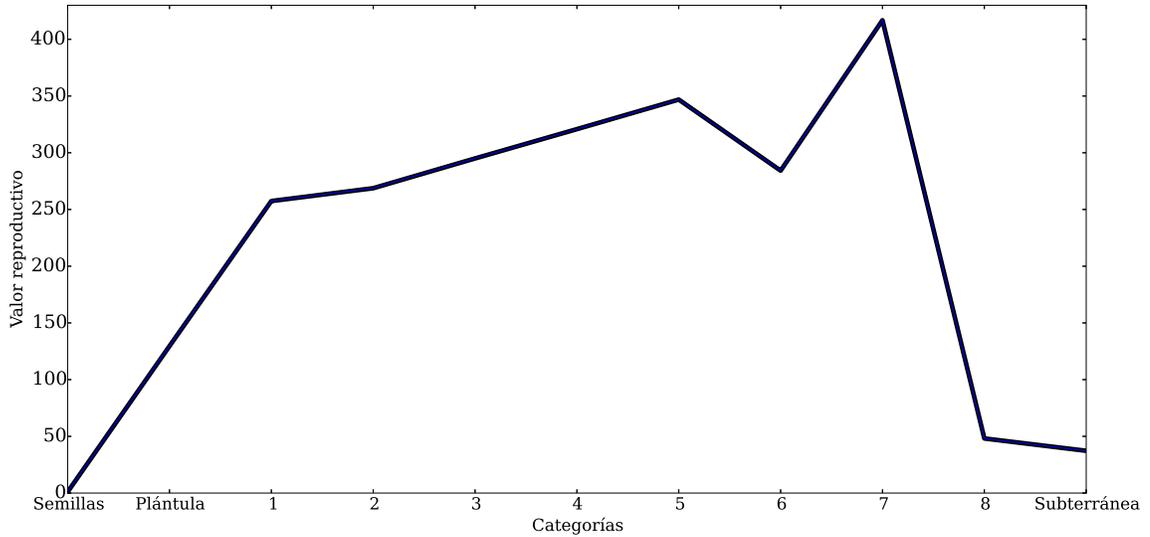


Figura 4.6: Valor reproductivo (v) de la población *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Categoría 1= 1 a 2 ramas, Categoría 2= 3 a 4 ramas, Categoría 3= 5 a 6 ramas, Categoría 4= 7 a 8 ramas, Categoría 5= 9 a 10 ramas, Categoría 6= 11 a 14 ramas, Categoría 7= 15 a 29 ramas, Categoría 8= tejido aéreo seco, Subterránea= sin tejido aéreo

4.1.2. Matriz de sensibilidad y elasticidad

En la matriz de sensibilidad (Tabla 4.2) de *C. tenuiflora* en el PECM los valores más altos corresponden a la transición de semillas a las categorías 7 (43.56), 3 (34.33) y 6 (33.32), lo que implica que éstas son las transiciones con mayor contribución absoluta a la tasa finita de crecimiento. Cabe mencionar, sin embargo, que las transiciones anteriormente mencionadas no fueron observadas en la matriz \mathbf{A} y que las transiciones a_{ij} con los valores más altos que sí se observaron fueron la de plántulas a categoría 7 (0.366), de categoría 1 a categoría 7 (0.314) y de plántulas a categoría 2 (0.288). De acuerdo a este parámetro, la menor contribución absoluta a λ es la de la fecundidad y el paso de categoría 7 a subterránea.

La matriz de elasticidad (Tabla 4.3) mostró que la transición de semillas a plántulas (0.157), la permanencia en la categoría 1 (0.096), la transición de plántulas a categoría 1 (0.058) y la fecundidad de la categoría 1 (0.056) tuvieron una mayor contribución relativa a la tasa finita de crecimiento; mientras que la categoría 1 (0.206), la categoría de semillas (0.181) y la categoría de plántulas (0.157) son las que más contribuyen relativamente a λ (Figura 4.7).

Tabla 4.2: Matriz de sensibilidad de la la transición de la población de *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México (s=semillas, p=plántulas, 1= 1 a 2 ramas, 2= 3 a 4 ramas, 3= 5 a 6 ramas, 4= 7 a 8 ramas, 5= 9 a 10 ramas, 6= 11 a 14 ramas, 7= 15 a 29 ramas, 8= tejido aéreo seco, sub= sin tejido aéreo). Los valores más altos de toda la matriz están marcados en negritas, mientras que los valores subrayados corresponden a los valores más altos de las transiciones que sí fueron observados.

	s	p	1	2	3	4	5	6	7	8	sub
s	0.1807	0.0015	0.0013	0.0009	0.0005	0.0003	0.0002	0.0002	0.0001	0.0008	0.0007
p	18.7180	0.1575	0.1349	0.0895	0.0519	0.0262	0.0220	0.0184	0.0134	0.0810	0.0678
1	28.5468	0.2402	0.2058	0.1365	0.0792	0.0400	0.0336	0.0281	0.0204	0.1235	0.1034
2	31.1937	0.2625	0.2249	0.1491	0.0865	0.0437	0.0367	0.0307	0.0223	0.1349	0.1130
3	34.3350	<u>0.2889</u>	0.2475	0.1641	0.0952	0.0481	0.040	0.0337	0.0246	0.1485	0.1244
4	31.7372	0.2670	0.2288	0.1517	0.0880	0.0445	0.0373	0.0312	0.0227	0.1373	0.1150
5	32.4998	0.2735	0.2343	0.1554	0.0901	0.0455	0.0382	0.0319	0.0233	0.1406	0.1178
6	33.3220	0.2804	0.2402	0.1593	0.0924	0.0467	0.0392	0.0327	0.0239	0.1441	0.1207
7	43.5628	<u>0.3666</u>	<u>0.3140</u>	0.2083	0.1208	0.0610	0.0512	0.0428	0.0312	0.1884	0.1578
8	9.3318	0.0785	0.0673	0.0446	0.0259	0.0131	0.0110	0.0092	0.0067	0.0404	0.0338
sub	6.8165	0.0573	0.0491	0.0326	0.0189	0.0096	0.0080	0.0067	0.0049	0.0295	0.0247

Tabla 4.3: Matriz de elasticidad de la matriz de transiciones de una población de *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México (s=semillas, p=plántulas, 1= 1 a 2 ramas, 2= 3 a 4 ramas, 3= 5 a 6 ramas, 4= 7 a 8 ramas, 5= 9 a 10 ramas, 6= 11 a 14 ramas, 7= 15 a 29 ramas, 8= tejido aéreo seco sub= sin tejido aéreo). Los valores más altos de la matriz están señalados en negritas.

	s	p	1	2	3	4	5	6	7	8	sub
s	0.0232	0.0000	0.0567	0.0401	0.0274	0.0089	0.0084	0.0072	0.0088	0.0000	0.0000
p	0.1575	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
1	0.0000	0.0585	0.0969	0.0270	0.0075	0.0009	0.0006	0.0016	0.0001	0.0071	0.0055
2	0.0000	0.0405	0.0276	0.0512	0.0185	0.0035	0.0019	0.0006	0.0000	0.0038	0.0016
3	0.0000	0.0260	0.0094	0.0165	0.0232	0.0084	0.0047	0.0020	0.0015	0.0024	0.0013
4	0.0000	0.0091	0.0016	0.0064	0.0086	0.0075	0.0066	0.0031	0.0010	0.0006	0.0000
5	0.0000	0.0046	0.0017	0.0028	0.0055	0.0070	0.0083	0.0072	0.0012	0.0000	0.0000
6	0.0000	0.0054	0.0018	0.0019	0.0018	0.0054	0.0062	0.0072	0.0031	0.0000	0.0000
7	0.0000	0.0036	0.0017	0.0000	0.0018	0.0026	0.0017	0.0036	0.0155	0.0000	0.0007
8	0.0000	0.0037	0.0073	0.0026	0.008	0.0004	0.0001	0.0002	0.0000	0.0248	0.0005
sub	0.0000	0.0061	0.0010	0.0006	0.0003	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	0.0017	0.0150

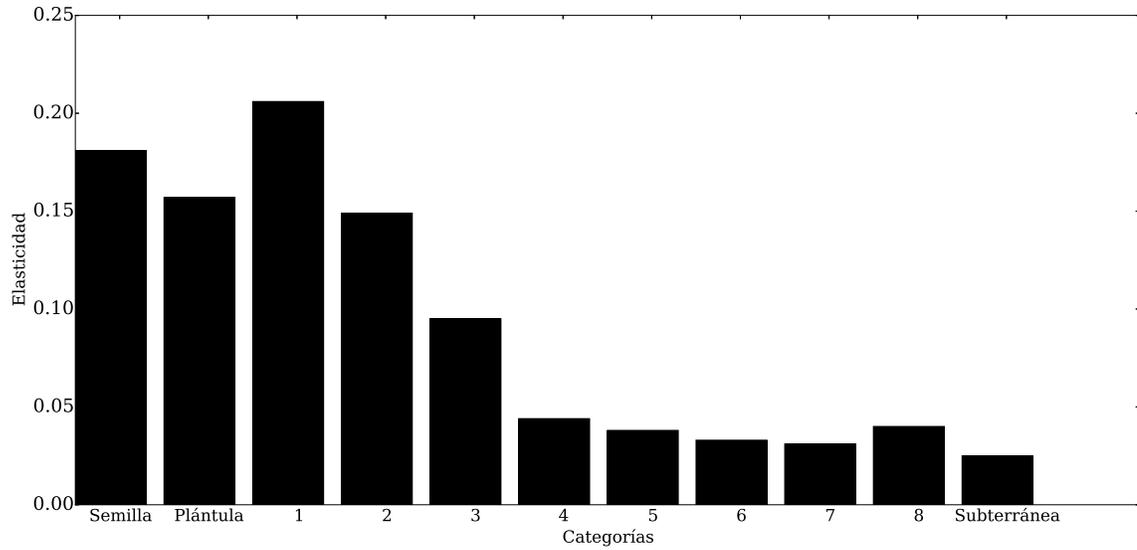


Figura 4.7: Contribución relativa de cada categoría a la tasa finita de crecimiento. Los valores corresponden a la suma de las columnas de la matriz de elasticidad. Categoría 1= 1 a 2 ramas, Categoría 2= 3 a 4 ramas, Categoría 3= 5 a 6 ramas, Categoría 4= 7 a 8 ramas, Categoría 5= 9 a 10 ramas, Categoría 6= 11 a 14 ramas, Categoría 7= 15 a 29 ramas, Categoría 8= tejido aéreo seco, Subterránea= sin tejido aéreo

4.1.3. Triángulo demográfico

El triángulo demográfico correspondiente a esta población de *C. tenuiflora*, muestra que el proceso más importante fue el crecimiento (0.444), seguido de la supervivencia (0.397), mientras que, la fecundidad es el proceso con la menor contribución a λ (0.157) (Figura 4.7).

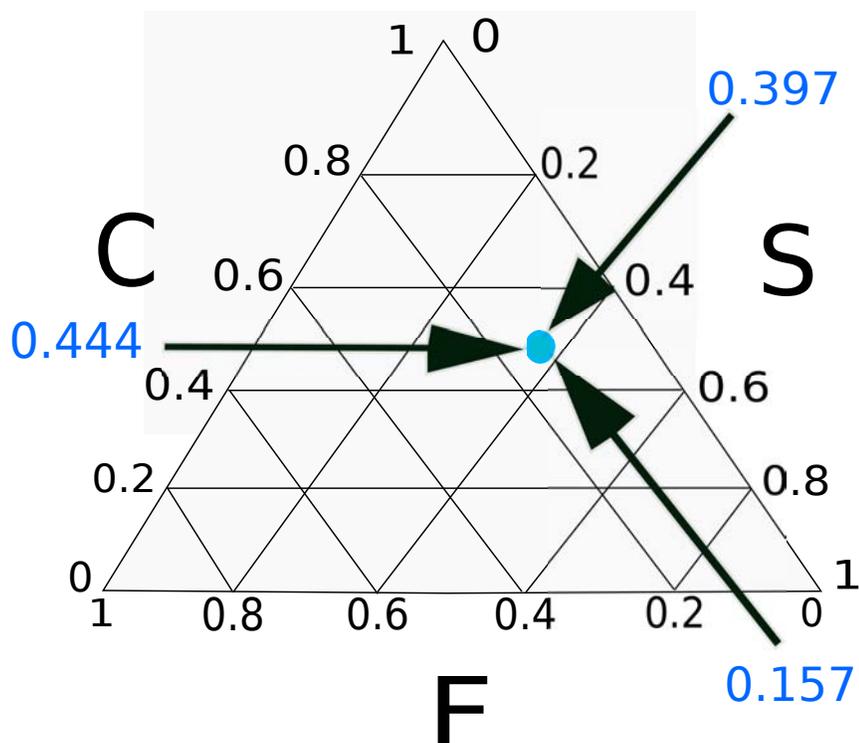


Figura 4.8: Triángulo demográfico de *Castilleja tenuiflora* para el periodo abarcado entre julio de 2013 y julio de 2014 en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México. C= crecimiento, S= supervivencia y F= fecundidad.

4.1.4. *Matrices estacionales*

En la mayoría de las matrices estacionales obtenidas se observó, al igual que en la matriz anual, que la permanencia en las categorías 1, 7, 8 y subterránea presentan las probabilidades más altas, aunque cambian dependiendo de la época. La época de nortes (noviembre 2013 a enero 2014) mostró la mayor probabilidad de permanencia en la categoría 8 (0.876), mientras que en la de secas (de febrero a abril 2014) el valor más alto correspondió a la categoría 7 (0.917). En la estación lluviosa de 2014, en las que sólo se tomaron datos de mayo a julio, se presentó la mayor probabilidad de permanencia en la categoría 1 (0.675) y en la categoría de subterránea (1) (Figura 4.9). Es importante mencionar que en la matriz de la época de lluvias correspondiente a los meses de julio a octubre 2013 y que si incluye a toda la temporada de precipitación hubo una mayor probabilidad de permanencia en la categoría 2 (0.498) que en la categoría 7 (0.461), a diferencia de lo observado en las demás matrices (Apéndice A).

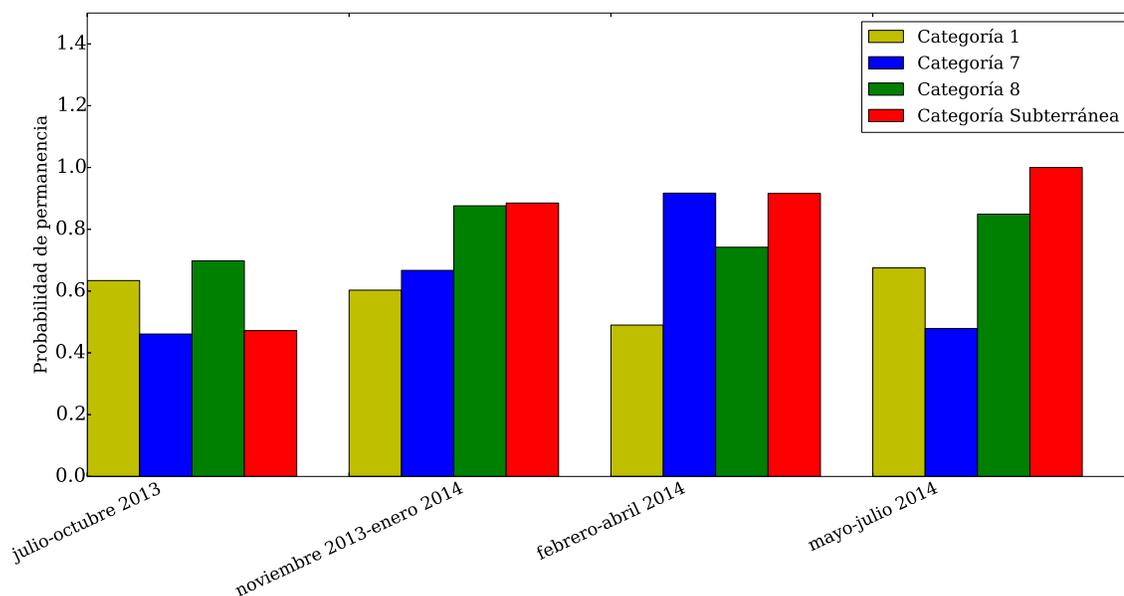


Figura 4.9: Probabilidades promedio más altas de permanencia en las categorías 1, 7, 8 y subterránea observadas en la época de lluvias (julio-octubre 2013 y mayo-julio 2014), en época de nortes (noviembre 2013-enero 2014) y en época de secas (febrero-abril 2014)

La matriz de julio a octubre de 2013 (época de lluvias) reveló una mayor probabilidad de rebrotar en comparación con las demás épocas (Figura 4.10); es decir, hubo un mayor número de individuos en la categoría subterránea que pasaron a categorías con tejido aéreo verde. Las transiciones observadas fueron a las categorías 1, 2, 3 y 7 con probabilidades de 0.125, 0.015, 0.027 y 0.018 respectivamente, mientras que en la época de lluvias correspondiente a los meses de mayo a julio 2014 no hubo transición de la categoría subterránea a otras en el intervalo considerado (Apéndice A).

La probabilidad de rebrotar (transición de la categoría subterránea a categorías con tallos aéreos) y de que el tejido aéreo verde se secase (transición hacia categoría 8) fueron observadas a partir de julio 2013. Sin embargo, se registró una mayor probabilidad de transición hacia la categoría 8 (ramas secas) en la época de nortes y de secas, mientras que la mayor probabilidad de transición hacia la categoría subterránea se registró en la época de lluvias correspondiente a los meses de julio a octubre 2013.

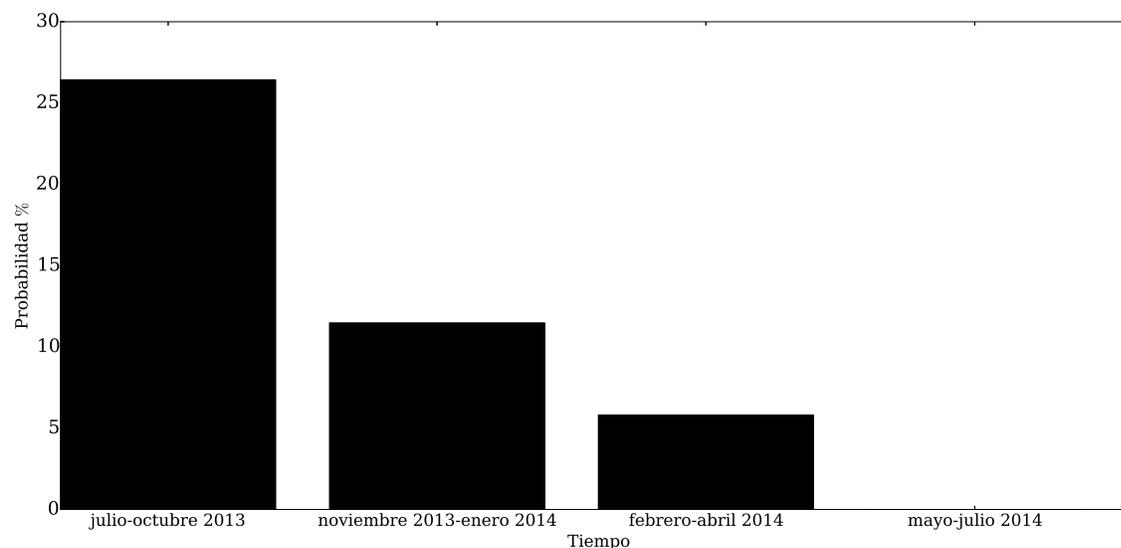


Figura 4.10: Probabilidad promedio de transición de la categoría subterránea a categorías con tejido aéreo verde (rebrote) en la época de lluvias (julio-octubre 2013 y mayo-julio 2014), época de nortes (noviembre 2013-enero 2014) y época de secas (febrero-abril 2014).

4.2. Tasa de germinación

La tasa de germinación en condiciones tanto naturales como controladas se midió desde abril de 2013 hasta abril de 2014. En la Figura 4.11 se muestra el porcentaje final de germinación mensual de las semillas de *C. tenuiflora* en condiciones naturales. Se encontraron diferencias significativas entre la germinación en los distintos meses ($F=1.995$, $gl=12$, $P=0.043$), la mayor tasa de germinación se observó en épocas de lluvias y la menor en la época de nortes.

En la Figura 4.12 se observa que en condiciones controladas las semillas recuperadas presentan siempre un mayor porcentaje final de germinación que el alcanzado por las semillas control y que las semillas en el campo. También se puede ver que el mayor porcentaje de germinación de las semillas recuperadas se observó en las que se recogieron en octubre (36.8%), noviembre (37.2%) y diciembre (24%) de 2013, es decir, después de la época de lluvias. Las semillas recuperadas durante la estación de lluvias presentaron un menor porcentaje de germinación en comparación con las semillas recuperadas en los demás meses. Las diferencias entre la germinación de las semillas recuperadas y las control fueron significativas ($F=40.854$, $gl=1$, $P=0.0001$).

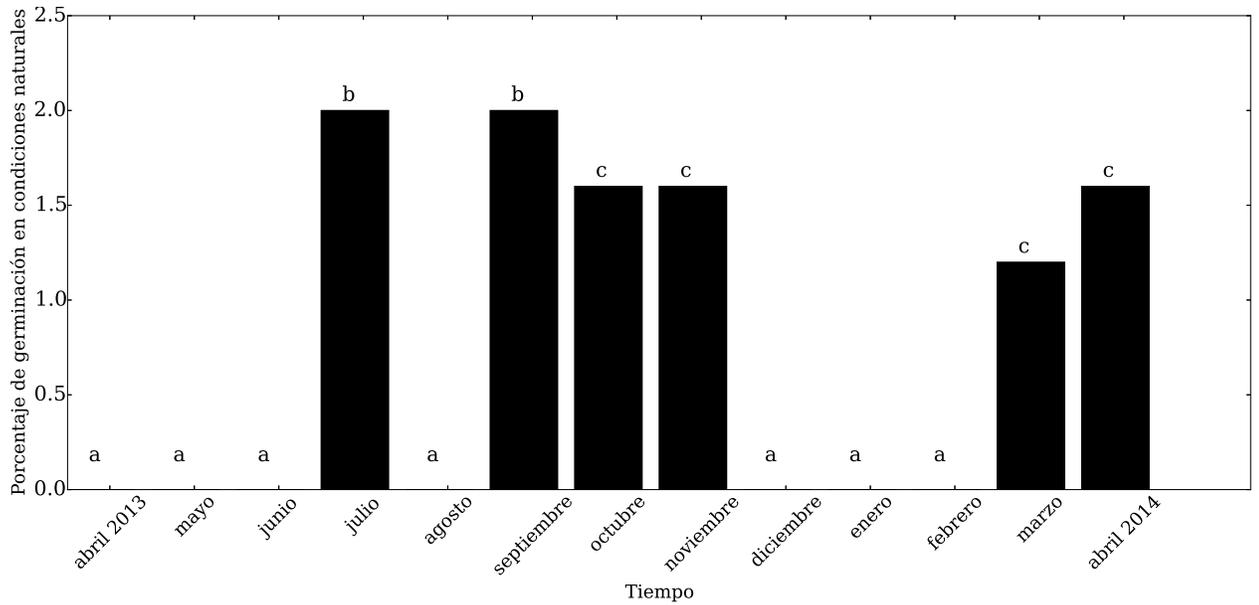


Figura 4.11: Porcentaje de germinación de las semillas de *Castilleja tenuiflora* en los contenedores de tela colocados en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México bajo condiciones naturales. Las diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de LSD de Fisher

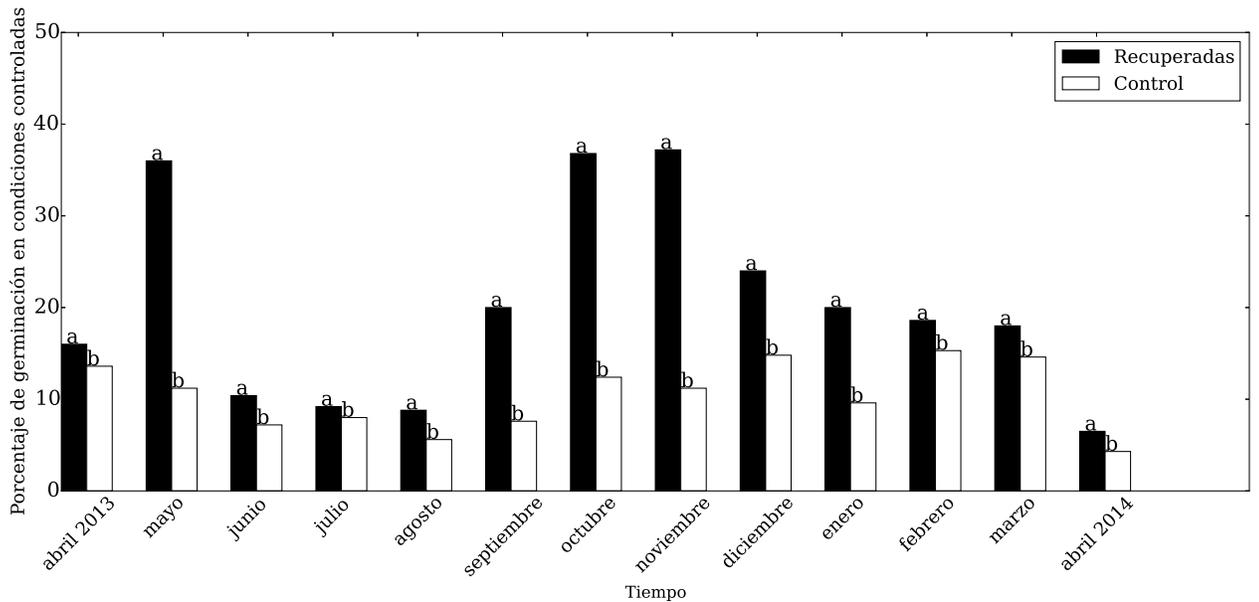


Figura 4.12: Porcentaje de germinación de las semillas de *Castilleja tenuiflora* recuperadas y control en condiciones controladas. Las diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de LSD de Fisher

4.3. Patrón fenológico

El comportamiento fenológico de esta especie en el PECM se determinó a partir de los individuos considerados en el análisis de la dinámica poblacional. La presencia de estructuras reproductivas se registró a partir de julio de 2013 y coincidió con la época de lluvias en el PECM. Una vez iniciada la producción de flores, estas estructuras estuvieron presentes en todos los muestreos mensuales subsiguientes.

En el fenograma de la Figura 4.13 se muestra el porcentaje de individuos con flores en la población, sin diferenciar entre botones, flores jóvenes y/o flores maduras, y se observa que en noviembre y diciembre de 2013 hubo un porcentaje mayor de individuos con estas estructuras, en comparación con los demás meses. Se encontraron diferencias significativas entre la producción total de flores (sin diferenciar entre estadios) en los meses de muestreo ($F=5.217$, $g.l.=12$, $P=0.0001$). Es importante mencionar que el 26 % de los individuos de la muestra produjeron flores desde julio 2013 hasta julio 2014.

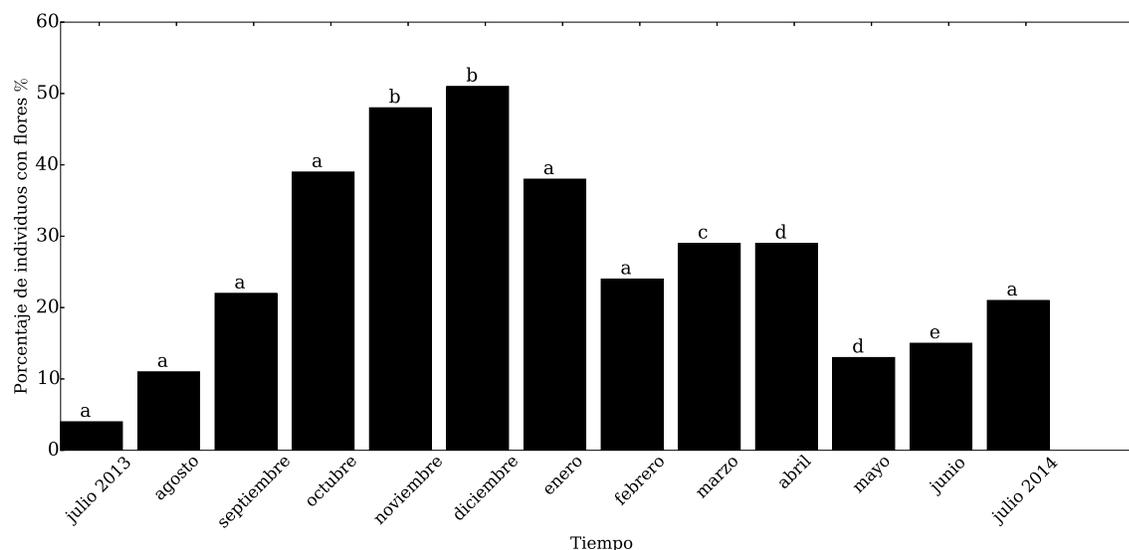


Figura 4.13: Porcentaje total de individuos con flores en la población de *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante el periodo de julio 2013 a julio 2014. No se hace distinción entre botones, flores jóvenes y flores maduras. Las diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de HSD de Tukey

Los distintos estadios de las flores de *C. tenuiflora* fueron observados a partir de julio 2013, siendo los botones (primordios florales) los más abundantes en la mayoría de los

meses muestreados. También se observó una mayor producción de botones, flores jóvenes (flores pre-antesis) y flores maduras (flores en antesis) en noviembre y diciembre de 2013, lo que coincide con el mayor porcentaje de individuos con flores. La producción de los distintos estadios florales es variable después de diciembre 2013, pero en general mostraron un decremento. En promedio cada individuo tuvo 3.81 (± 1.4) inflorescencias, 7.17 (± 1.1) botones, 3.28 (± 1.1) flores jóvenes, 1.60 (± 0.5) flores maduras y 1.66 (± 0.6) flores seniles (Figura 4.14).

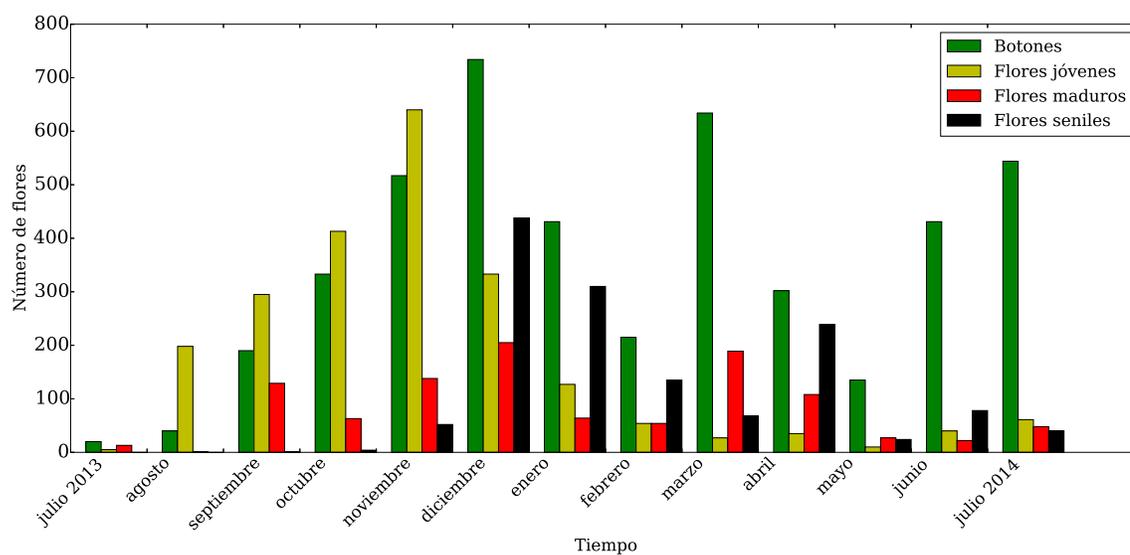


Figura 4.14: Número de flores de distintos estadios producidas por la población de *Castilleja tenuiflora* muestreada en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante el periodo julio 2013 a julio 2014

En la Figura 4.15 se muestra el comportamiento de la fructificación sin diferenciar entre frutos jóvenes y maduros, se observa que la muestra de la población de *C. tenuiflora* comenzó a producir frutos a partir del mes de octubre de 2013 y además, se aprecia que hubo un porcentaje alto de individuos con frutos en febrero (12%), abril (12%) y mayo 2014 (15%). Se encontraron diferencias significativas entre la producción total de frutos (sin diferenciar entre los distintos estadios) en los meses muestreados ($F=2.151$, $gl=9$, $P=0.027$).

En la Figura 4.16 se observa que en el mes de octubre, mes en el que la población comenzó a producir frutos, sólo se registraron frutos jóvenes. También se puede ver que la mayor producción de frutos fue en abril y mayo 2014. A lo largo del tiempo de estudio los individuos presentaron, en promedio, 2.98 (± 1.6) infrutescencias, 3.87 (± 1.1) frutos jóvenes

y 4.11 (± 1.4) frutos maduros. Cabe mencionar que desde octubre de 2013 hasta julio de 2014 la producción de flores siempre fue mayor en comparación con la de frutos, como sería de esperarse.

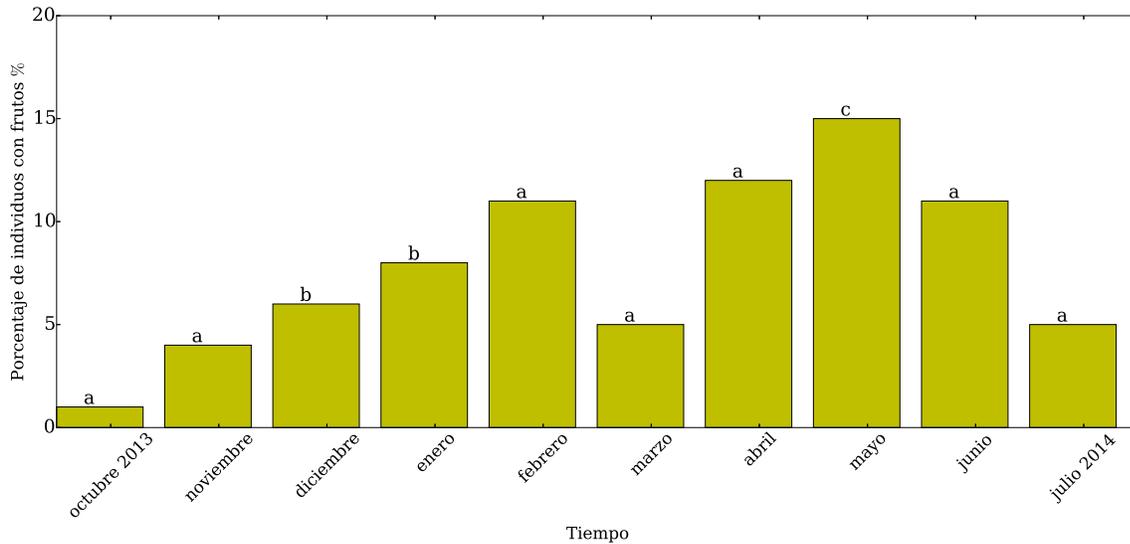


Figura 4.15: Porcentaje total de individuos con frutos de la población de *Castilleja tenuiflora* elegida para el estudio demográfico en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Se considera a los frutos conjuntamente, sin diferenciar entre los jóvenes y los maduros. Las diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de LSD de Fisher

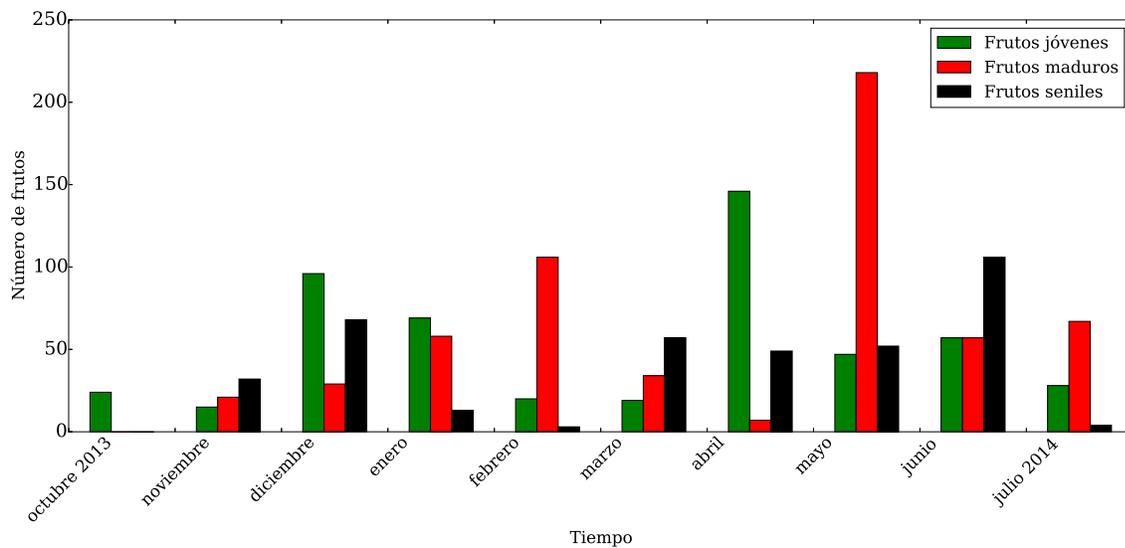


Figura 4.16: Número de frutos de distintos estadios producidos por la población de *Castilleja tenuiflora* elegida para el estudio demográfico en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México

En la mayoría de los meses muestreados hubo una mayor cantidad de inflorescencias que de infrutescencias, y sólo en mayo 2014 se observó una mayor número de infrutescencias que de inflorescencias (Figura 4.17).

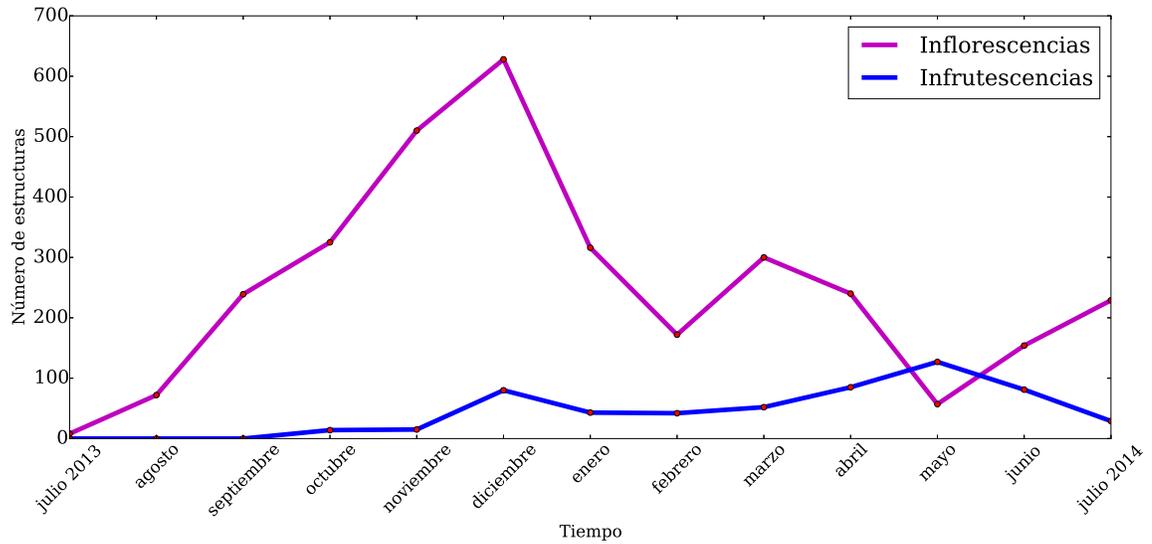


Figura 4.17: Número de inflorescencias e infrutescencias producidas durante el periodo de trabajo por *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México

La transición de las estructuras reproductivas (flores y frutos) de un estadio al siguiente varía estacionalmente en el PECM. En la época de lluvias (de julio a octubre 2013) hubo una mayor transición de botones a flores jóvenes, mientras que de febrero a abril de 2014 (época de secas) la transición de botones a flores jóvenes fue muy baja (de febrero a marzo fue de 5.6 % y de marzo a abril fue de 2.7 %). La transición de flores jóvenes a maduras se registró a partir de agosto a septiembre de 2013 (época de lluvias), pero en la época de secas (de febrero a marzo de 2014) fue el periodo en donde hubo una mayor transición de flores jóvenes a flores maduras (59.3 %). Hubo una alta mortalidad de flores maduras entre noviembre 2013 y febrero 2014, es decir, en época de nortes e inicio de la época de secas. La transición de flor madura a fruto joven se observó a partir de septiembre a octubre 2013, y fue de marzo a junio 2014 cuando alcanzó el mayor porcentaje, mientras que la transición de fruto joven a fruto maduro se registró de octubre a noviembre 2013 y el mayor porcentaje de esta transición fue de junio a julio 2014 (Figura 4.18). Esta gráfica sugiere que los frutos maduran en aproximadamente cuatro semanas.

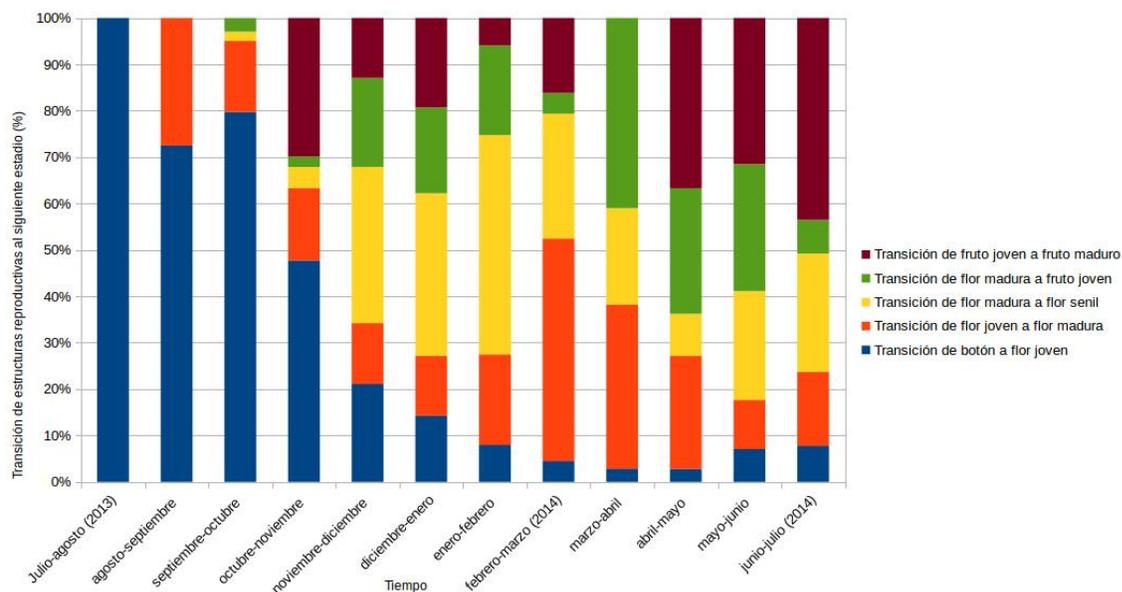


Figura 4.18: Porcentaje de transición de los distintos estadios de las estructuras reproductivas (flores y frutos) durante el periodo de julio 2013 a julio 2014 en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México

4.4. Patrón de asignación diferencial de recursos

En la Figura 4.19 se puede observar que en los cuatro muestreos hubo un mayor porcentaje de biomasa en los tallos (54.6 %, 52 %, 53.6 % y 60 %) que en las demás estructuras. Se asigna la misma cantidad de recursos a la producción de hojas (22.6 %) a finales de la época de lluvias (septiembre 2013) y en la época de nortes (diciembre 2013) mientras que en la época de secas (marzo 2014) y al inicio de la época de lluvias (junio 2014) se apreció un decremento en el porcentaje del total del peso seco representado por hojas, flores y raíces en comparación con las dos épocas anteriores, pero un incremento en el porcentaje del peso correspondiente a los frutos y a los tallos (Figura 4.19). Las diferencias de peso entre las estructuras y entre las épocas son significativas ($F= 47.546$, $gl= 4$, $P=0.0001$ y $F= 3.682$, $gl= 3$, $P= 0.0122$ respectivamente).

En las cuatro épocas se observó un bajo porcentaje de biomasa en los frutos, que sin embargo aumentó conforme fue pasando tiempo, es decir que hubo una mayor producción de frutos en el inicio de la época de lluvias que en la época de nortes que la antecedió.

Es importante mencionar que la asignación diferencial de biomasa a la parte radicular de *C. tenuiflora* se mantuvo relativamente constante y representó un porcentaje relativamente bajo en relación a la de los tallos y hojas durante las tres épocas.

La relación raíz/tejido aéreo (*root/shoot ratio*) fue en todas las épocas menor a 1 (0.237 para el término de la época de lluvias, 0.219 para la época de nortes, 0.213 para la época de secas y 0.187 para el inicio de la época de lluvias) lo que indica que *C. tenuiflora* asigna, en el sitio de trabajo al menos, una mayor cantidad de energía al tejido aéreo que al radicular a pesar de tratarse de una geofita (Figura 4.20). No se encontraron diferencias significativas entre la relación raíz/tejido aéreo entre épocas ($F = 0.887$, $gl=3$, $P = 0.451$).

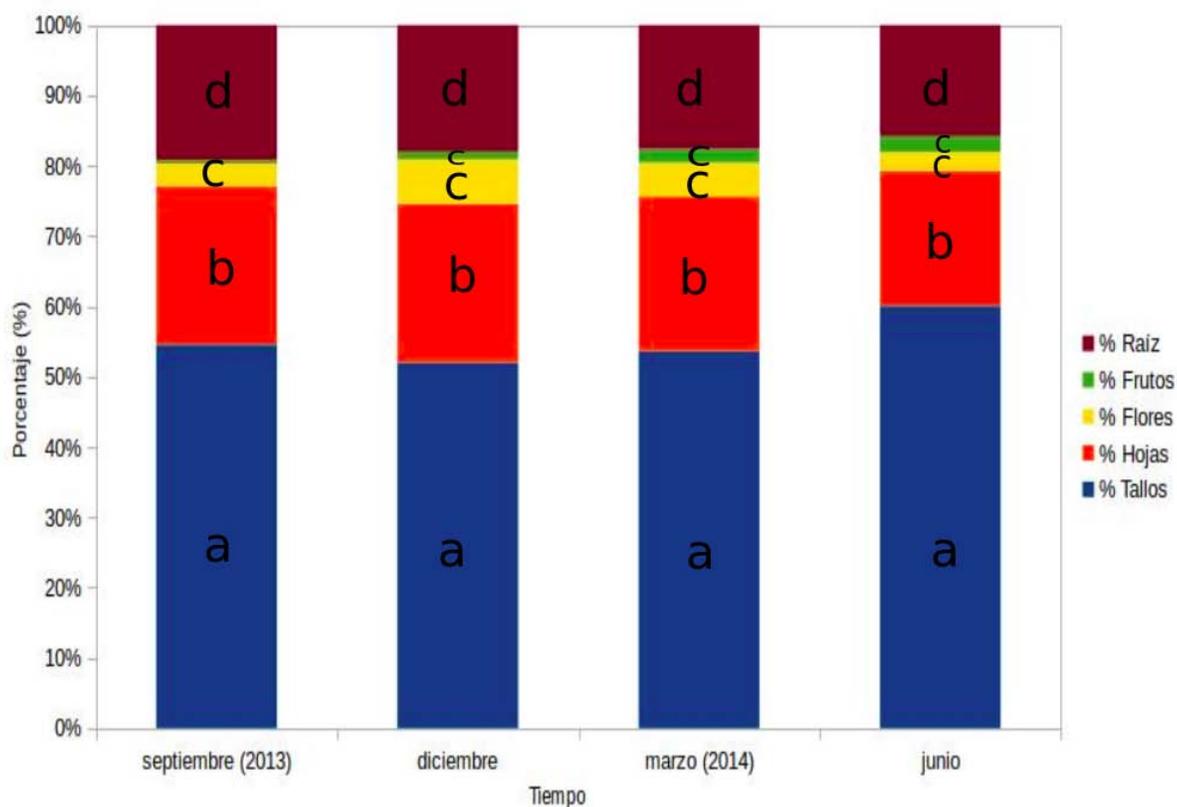


Figura 4.19: Distribución diferencial de biomasa (%) en las distintas partes de *Castilleja tenuiflora* al término de la época de lluvias (septiembre 2013), época de nortes (diciembre 2013), época de secas (marzo 2014) e inicio de la época de lluvias (junio 2014). Las diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de HSD de Tukey

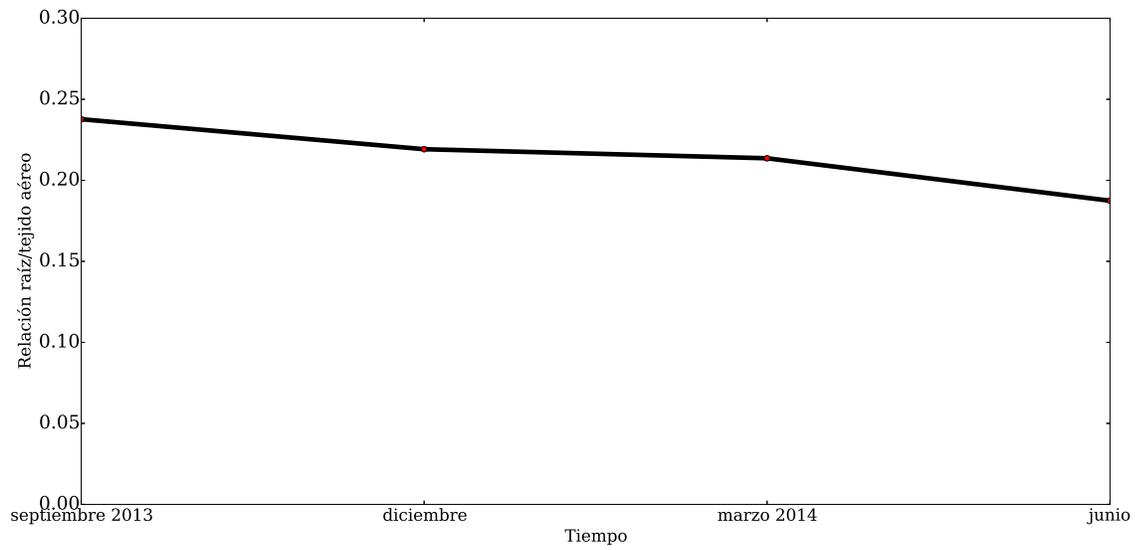


Figura 4.20: Proporción raíz/tejido aéreo de *Castilleja tenuiflora* para el término de la época de lluvias (septiembre 2013), época de nortes (diciembre 2013), época de secas (marzo 2014) e inicio de la época de lluvias (junio 2014) en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México

Capítulo 5

Discusión

5.1. Dinámica poblacional

El estudio de la dinámica poblacional de *Castilleja tenuiflora* durante el periodo de trabajo en PECM mostró que esta especie tiene un comportamiento de geofita, debido a que puede rebrotar a partir de la parte subterránea. Una planta con este tipo de comportamiento generalmente presenta estructuras subterráneas de almacenamiento, como bulbos, rizomas o tubérculos que permiten rebrotar a la planta (Raunkiaer, 1934; Dafni *et al.*, 1981); sin embargo, *C. tenuiflora* no presenta una estructura subterránea bien definida (Figura 3.11), que le permita permanecer viva bajo tierra, por lo que la baja posibilidad de que los individuos que perdieron las partes aéreas (categoría subterránea) aparezcan posteriormente en las categorías 1 a la 3 y en la 7 (probabilidad de 0.067, 0.018, 0.014 y 0.006 respectivamente), puede estar relacionada a su hábito de hemiparásita facultativa. El comportamiento registrado en este trabajo también ha sido observado en otra especie hemiparásita (*Cuscuta gronovii*), la cual puede rebrotar a partir de sus haustorios (Truscott, 1958).

La capacidad de *C. tenuiflora* de rebrotar a partir de la parte subterránea cambia dependiendo de la época. La mayor probabilidad de emerger en alguna categoría después de haber perdido el tejido aéreo se registró en la de lluvias. Se sabe que el crecimiento de

las plantas está regulado por la disponibilidad del agua y por la temperatura (Turner y Begg, 1978; Taiz y Zeiger, 2006; Barradas, 2013), por lo que la emergencia de los rebrotes se favorece en esta época en el PECM.

La alta probabilidad de permanencia en la categoría subterráneas (0.769) puede estar sobreestimando la supervivencia, pues es posible que en esta categoría estén incluidas plantas cuyas partes subterráneas han muerto. Debido a que este trabajo se centró en la demografía, no fue posible buscar y desenterrar las partes subterráneas de los individuos que no produjeron nuevas partes aéreas durante el periodo de trabajo, por el riesgo de causarles la muerte. Para poder determinar la condición de los individuos que no rebrotaron se necesitaría desenterrarlos y comprobar si se encuentran vivos y, adicionalmente, determinar si están o no unidos a la raíz de otras plantas. Es posible que la alta probabilidad de que los individuos permanezcan en las categorías 8 (0.779) y 7 (0.629) se relacione con la presencia de una planta hospedera, pues se tiene reportado que, aun cuando las especies hemiparásitas facultativas pueden completar su ciclo de vida sin parasitar a alguna planta, la ausencia de potenciales hospederos tiene efectos negativos en las poblaciones de especies hemiparásitas de raíz (Matthies, 2002; Fibich *et al.*, 2010; Yong-Quan *et al.*, 2010). Debido a lo anterior, es probable que los individuos que permanecen en la categoría 8 y que no se encuentran cerca de una planta que pueda fungir como hospedero, aunado a la falta de una estructura subterránea que le permita almacenar nutrientes y agua como sucede en otras especies de la zona (por ejemplo *Dhalia coccinea*, Martínez-Villegas, 2013), no tengan una fuente constante de recursos para producir hojas, flores y frutos durante todo el año. Por otro lado, se sabe que los individuos de especies hemiparásitas presentan un mayor crecimiento cuando hay una mayor abundancia y/o productividad de los hospederos (Press y Phoenix, 2005), por lo que cabe la posibilidad de que los individuos que mantienen más de 15 ramas de primer orden estén parasitando una planta sana con productividad alta, que les proporciona constantemente nutrientes y agua.

Durante la época de nortes se registró la mayor probabilidad de permanencia en la categoría 8 (0.876), lo que seguramente está relacionado con la relativa falta de agua y con las bajas temperatura (Turner y Begg, 1978; Taiz y Zeiger 2006) que se registran durante

esos meses en el sitio de estudio (Soberón *et al.*, 1991) y que no sólo afectan a los individuos de *C. tenuiflora* que no estén parasitando alguna planta, si no también a sus potenciales hospederos. En la época de secas se observó la mayor probabilidad de permanecer en la categoría 7 (0.917), lo que puede deberse a que los individuos de esta categoría se encuentran parasitando hospederos vigorosos (Press y Phoenix, 2005). En todo caso, se necesitarán estudios posteriores que permitan corroborar estas hipótesis.

Las primeras categorías de tamaño son las que predominan cuando se alcanza la estructura estable de la población (Figura 4.5), lo que significa que en el futuro, si las presiones de selección se mantienen constantes, la población estará compuesta primordialmente por semillas y plántulas, y por individuos de una a dos y de tres a cuatro ramas de primer orden, como sucede actualmente. En la estructura de las poblaciones de plantas anuales suele haber muchos más individuos en las primeras categorías que en las posteriores debido a la alta mortalidad que se presenta en el transcurso del tiempo. Por el contrario en las poblaciones de plantas perennes de larga vida, como muchos árboles, los valores más altos de elasticidad se concentran en la permanencia de los individuos adultos, que suelen ser mucho más numerosos que los juveniles. En poblaciones de este tipo suele haber acumulación de semillas en el suelo en donde forman un banco de gran importancia para la regeneración cuando hay un disturbio (Silvertown *et al.*, 1993). En el caso de las hierbas perennes que crecen en zonas expuestas a la luz, es de esperar una combinación de la contribución de los tres procesos considerados por Silvertown *et al.* (1993). El hecho de que la proyección del comportamiento demográfico de esta población no apunte hacia la mayor permanencia de las últimas categorías puede estar indicando una etapa temprana de un proceso de colonización y establecimiento de la especie de un hábitat perturbado, aunque también podría explicarse si los hospederos potenciales fueran escasos. Como ya se mencionó anteriormente, *C. tenuiflora* no presenta una estructura subterránea bien desarrollada, por lo que la capacidad de rebrotar puede ser conferida o potenciada por su hábito hemiparásito facultativo (Truscott, 1958).

La tasa finita de crecimiento fue de 1.27 (± 0.21) e indica que esta población está creciendo desde un 6% hasta un 48% anualmente. Esta tasa finita de crecimiento es alta y

probablemente se deba a que *C. tenuiflora* se encuentra en una zona perturbada, donde el proceso de sucesión está activo a través de la colonización de ésta y otras especies (Mendoza-Hernández *et al.*, 2013). Cabe recordar que *C. tenuiflora* es una especie reconocida como secundaria y asociada a perturbación (Rzedowski y Rzedowski, 2001; Carvajal y Frías, 2004; Acevedo, 2010), lo cual es consistente con los resultados obtenidos para el crecimiento de la población. El valor obtenido para la tasa finita de la población aquí estudiada recalca que la zona de trabajo está siendo colonizada como parte de un proceso sucesional. Esto se ve corroborado por la presencia de otras especies secundarias comunes en zonas perturbadas en la Cuenca de México, como otras herbáceas, y los árboles, como *Buddleia cordata* y *Dodonaea viscosa* (Pisanty *et al.*, 2009; Mendoza-Hernández *et al.*, 2010). Nuestros resultados indican que actualmente las condiciones ambientales que predominan en esta etapa seral son ventajosas para el crecimiento poblacional de *C. tenuiflora*, aunque es probable que conforme avance el proceso sucesional esta tasa vaya reduciéndose si la vegetación cambia a un matorral cerrado, como el que se observa en las partes conservadas, donde no se encuentra *C. tenuiflora* (Soberón *et al.*, 1991; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013). A lo largo del tiempo serán necesarios muestreos posteriores para determinar qué papel tiene el hemiparasitismo facultativo que ha sido descrito para esta especie en su dinámica poblacional.

El valor reproductivo de una población indica la contribución potencial que los organismos que sobreviven en las diferentes categorías pueden hacer a la población en el futuro, la cual depende de la probabilidad de supervivencia y de reproducción que tiene cada categoría (Caswel, 2001; Lemos *et al.*, 2005; Begon *et al.*, 2006). El valor reproductivo calculado para la población de *C. tenuiflora* en la zona de trabajo dentro del PECM (Figura 4.6) aumenta conforme incrementa el número de ramas de primer orden, con los valores más altos concentrados en las categorías 4, 5 y 7. Los individuos con más de 15 ramas de primer orden (categoría 7) serán los que tendrán una mayor probabilidad de reproducirse a futuro, tanto por su alta probabilidad de sobrevivir como por el número de estructuras reproductivas que alcanzan a producir. El incremento en el valor reproductivo conforme aumenta la talla es un patrón frecuente y se ha observado en otras poblaciones de plantas como *Mammillaria crucigera* (Contreras y Valverde, 2002), *Astrophytum capricorne* (Bravo, 2011) y *Cyrtopodium irapeanum* (Gutiérrez, 2004). El valor reproductivo obtenido para

la categoría 6, que fue menor al de las categorías 4, 5 y 7 y similar al de la categoría 3, probablemente esté relacionado con que en ella hay una menor cantidad de individuos que en las categorías de menor tamaño, lo que incluso vuelve a los individuos de esta categoría más susceptibles a los efectos de la estocasticidad (Bennett, 2004). Cabe mencionar, sin embargo, que el hecho de que la reproducción se presente en todas las categorías indica que esta especie se reproduce continua y tempranamente, lo que puede resultar muy ventajoso en ambientes limitantes y heterogéneos tanto temporal como espacialmente.

Los valores altos de sensibilidad que se obtuvieron para el paso de las categorías a otras que no son subsiguientes no necesariamente tienen sentido biológico ni representan un hecho que realmente este sucediendo, no se observo, por ejemplo, el paso de una semilla a una planta con ramificaciones numerosas, como se puede ver en la matriz de transición, lo que nos permite asegurar que los altos valores de sensibilidad obtenidos en estas transiciones no resultan de un error en la determinación del intervalo de muestreo, por el contrario, lo que sí indican es que hay fuertes presiones de selección sobre el crecimiento y que este es un proceso muy importante en esta población. La matriz de sensibilidad también indica que el reclutamiento representado por la transición de semillas a plántula y de plántula a categoría 1 tiene efectos determinantes sobre la dinámica de la población (Caswell, 2001; Gutiérrez, 2004; Lemos *et al.*, 2005).

En la matriz de elasticidad los valores más altos son observados en las transiciones de semillas a plántulas, de plántulas a categoría 1 y en la permanencia en la categoría 1, lo que indica que la germinación, el establecimiento de las plántulas y la permanencia en las primeras categorías tienen una mayor contribución relativa a la tasa de crecimiento de la población (λ). En el intervalo de tiempo abarcado en este trabajo las categorías con los mayores valores de elasticidad fueron la 1 (0.206), la de semillas (0.181), la de plántulas (0.157) y la 2 (0.149), lo que corrobora la importancia de estas categorías en el crecimiento de la población. Las plantas perennes pueden cambiar de categoría a lo largo del tiempo (Mandujano *et al.*, 2001).

El triángulo demográfico elaborado para esta población de *C. tenuiflora* indica que el

parámetro vital que tiene una mayor contribución relativa es el crecimiento (0.444), seguido por la supervivencia (0.397), mientras que la fecundidad tiene una contribución relativa muy baja (Figura 4.8), es decir, el crecimiento de las plantas (i.e., el paso de una categoría a alguna de las superiores) es más importante que la fecundidad para que la población crezca. Estos resultados concuerdan con lo propuesto por Silvertown *et al.* (1993) para las hierbas perennes que crecen en hábitats abiertos. Por el contrario, lo observado en el periodo de estudio contradice lo que habría de esperarse para una planta ruderal en el modelo de Grime (1980) y en los anteriores, como el de Pianka (1970) y el de Margalef (1963), derivados del trabajo pionero de MacArthur y Wilson (1967), pues esta especie secundaria, común en las zonas perturbadas, no es anual ni tiene un ciclo de vida corto y sencillo, además de tener mecanismos de perennación mixtos y complejos, asociados con estrategias de hemiparasitismo.

5.2. Tasa de germinación

El porcentaje final de germinación de las semillas en condiciones naturales durante el periodo de trabajo fue menor (2%) al reportado en años anteriores (60%) (Belmont-Osuna, 2014). La germinación de las semillas se encuentra regulada por factores tanto externos como internos, y dentro de los primeros el agua, la luz y la temperatura son relevantes para que se de este proceso (Herrera *et al.*, 2006). Se sabe que cuando una semilla no germina, a pesar de que las condiciones ambientales son las adecuadas para que lo haga, es porque se encuentra en un estado de reposo llamado latencia (García *et al.*, 2006; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013; Baskin y Baskin, 2014), además la germinación de las semillas de algunas especies parásitas no depende de señales químicas producidas por el hospedero (Lambers *et al.*, 1998). En este contexto es posible que el bajo porcentaje de germinación observado en condiciones naturales se deba a un estado de latencia secundaria inducida por el almacenamiento de las semillas durante cinco meses antes de ser expuestas a las condiciones naturales en el campo, pues en otras especies, como *Opuntia tomentosa* las semillas almacenadas por un tiempo presentan retraso y una baja tasa de germinación, en comparación con las semillas que fueron expuestas a condiciones naturales inmediatamente después de ser colectadas (Olvera-Carrillo *et al.*, 2009).

El porcentaje final de germinación de las semillas recuperadas fue mayor que el de las semillas control. Las semillas recuperadas en octubre, noviembre y diciembre registraron el mayor porcentaje final (36.8 %, 37.2 % y 24 % respectivamente). Así, fueron las semillas recolectadas en otoño, después de la época de lluvias, las que mejor germinaron en ambientes controlados. El acondicionamiento natural favorece el porcentaje final de germinación como lo observaron Martínez-Villegas *et al.* (2012) y Belmont-Osuna (2014), por lo que la diferencia en el porcentaje final de germinación entre las semillas recuperadas y las control parece estar relacionado con el acondicionamiento natural de las semillas (*natural priming*), que les permite responder mejor cuando las condiciones de germinación son óptimas.

El porcentaje final de germinación en condiciones controladas, tanto para las semillas recuperadas como para las control, también fue menor en comparación con el reportado por Belmont-Osuna (2014) y puede deberse a la pérdida de la viabilidad o, al igual que en el caso del porcentaje final de germinación en condiciones naturales, puede relacionarse con el almacenamiento de las semillas utilizadas para este trabajo. Como ya se mencionó, el almacenamiento de las semillas muy posiblemente pudo inducir un estado de latencia secundaria que puede estar influyendo en el bajo porcentaje de germinación. Para poder romper la latencia de las semillas son necesarios tratamientos pregerminativos como la estratificación térmica o la escarificación química o mecánica, entre otros (Varela y Arana, 2011; Baskin y Baskin, 2014). Estos resultados sugieren, además, que las semillas de *C. tenuiflora* posiblemente formen bancos que permitan la regeneración de la población, sin embargo es esencial considerar que la longevidad de las semillas de especies parásitas facultativas suele ser menor que la de las semillas de plantas parásitas obligadas (Joel, 2013), lo que también podría explicar el bajo porcentaje de germinación obtenido en este trabajo. Es necesario realizar estudios que profundicen en el comportamiento del banco de semillas de esta especie haciendo énfasis en su carácter de hemiparásita facultativa, no solo por el interés científico de este tipo de proceso, si no por su posible aplicación en programas de restauración de la zona de estudio.

Es importante mencionar que las semillas de *C. tenuiflora* son identificadas por Belmont-Osuna (2014) como ortodoxas, es decir que suelen mantener su viabilidad a pesar de perder

mucha cantidad del agua (Herra *et al.*, 2006). En este trabajo no se observó que las semillas de *C. tenuiflora* se comportaran como ortodoxas y tampoco se buscó evaluar el efecto del almacenamiento en la germinación, por ello es necesario realizar pruebas de viabilidad en las semillas que no germinaron para conocer qué porcentaje aún pueden hacerlo, cuáles han perdido la viabilidad.

5.3. Patrón fenológico

El patrón de floración de *C. tenuiflora* en el PECM, durante el periodo de trabajo, confirma que es una especie de floración continua tal y como lo reportan Martínez-Romero (1997), Rzedowski y Rzedowski (2001), Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido (2001) y Belmont-Osuna (2014). Las especies que presentan este tipo de floración son características de lugares tropicales no marcadamente estacionales en donde la disponibilidad de recursos es constante, mientras que en los lugares donde la estacionalidad es marcada y la disponibilidad de recursos es diferencial a lo largo del año, la floración generalmente se concentra en un periodo único y corto que suele darse a finales de la época de lluvias (Mott y McComb, 1975; Martínez-Romero, 1997; Quesada *et al.*, 2012; Gamboa-deBuen *et al.*, 2013). Como *C. tenuiflora* se encuentra en un lugar con estacionalidad marcada, y por lo tanto con una disponibilidad de recursos desigual a lo largo del año, es difícil explicar la floración continua. La producción constante de flores probablemente esté relacionada con su carácter de hemiparásita, lo que le facilita obtener recursos a partir tanto del ambiente como de un hospedero. Al haber una fuente constante de recursos, se puede asignar cierta energía a la producción de flores durante todo el año, aumentando así la probabilidad de ser polinizadas y reproducirse. Sin embargo, no se cuenta con información que permita aseverar que el hemiparasitismo sea la explicación de la presencia de flores durante todo el año, pues el efecto que tiene la presencia de un hospedero sobre la floración requiere de estudios específicos al respecto.

A pesar de que hay individuos floreciendo durante todo el año se observó un periodo de floración abundante simultánea entre noviembre y diciembre en la que hubo más individuos en flor, este periodo coincide con la floración de muchas especies en el PECM (Martínez-Romero, 1997; Rzedowski y Rzedowski, 2001). Se sabe que la cantidad de agua

disponible, así como la cantidad y la calidad de luz, la temperatura y la longitud del día, son las señales ambientales que inducen la floración en las angiospermas y que son responsables de las variaciones observadas en este proceso (Galen, 2005; Guevara y Jiménez, 2006; Gamboa-deBuen *et al.*, 2013). El incremento en la producción de flores de *C. tenuiflora* al inicio de la época de nortes puede deberse a la mayor disponibilidad de agua en el ambiente justo al terminar la época de lluvias, así como a la mayor cantidad de hospederos potenciales vigorosos que hay en ese periodo. Como en los casos mencionados anteriormente, se requerirá de más trabajo para especificar qué relación guarda la floración con la presencia o la ausencia de hospederos.

Como sería de esperarse, se observó que hubo una mayor cantidad de botones y flores jóvenes que de flores maduras (Figura 4.14). Lo anterior muy probablemente esté relacionado tanto con la muerte de algunas flores antes de alcanzar la madurez como con la florivoria y frugivoria que se observaron durante la época de secas en el campo. La florivoría, que es definida como el daño ocasionado por algún herbívoro a cualquier parte de la flor (Burgess, 1991; McCall e Irwin, 2006), también interviene en la reducción del número de flores maduras dado que durante el periodo de trabajo algunas de las flores en anthesis de la muestra presentaban daños en el cáliz y/o la corola, lo que puede haber aumentado su mortalidad. Es importante mencionar que la florivoría no sólo afecta a la mortalidad de las flores, sino que también reduce la visita de los polinizadores, tiene efectos negativos en la producción de frutos y en la formación de semillas y, en general, afecta la adecuación de las plantas (Inouye, 1982; Paulino y Chaves, 2006; McCall e Irwin, 2006; del Val, 2012).

El enfoque demográfico, que implica el análisis de individuo por individuo permitió reconocer que no todos los individuos se encuentran produciendo flores simultáneamente (Figura 4.13) y que un mismo individuo puede o no producir estas estructuras continuamente durante todo el año. Esto podría indicar que los individuos no siempre cuentan con los recursos necesarios ni con las condiciones ambientales y fisiológicas adecuadas para la producción de estas estructuras, y también podría sugerir que algunos individuos no están parasitando hospederos muy productivos (Press y Phoenix, 2005), aun cuando a nivel poblacional la floración sea un proceso continuo en el tiempo (Martínez-Romero, 1997; Rze-

dowski y Rezedowski, 2001; Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2001; Belmont-Osuna, 2014). Se requiere de estudios posteriores para determinar qué parámetros microambientales, incluyendo la presencia de un hospedero y el hemiparasitismo, intervienen en la floración.

La producción de frutos de *C. tenuiflora* inicia a finales de la temporada de lluvias, y al igual que el pico de floración, coincide con la reproducción de la mayoría de las especies vegetales del PECM. El inicio de la producción de frutos en octubre probablemente se deba a la mayor cantidad de polinizadores que hay en el parque durante esas fechas y a la disponibilidad de agua. De acuerdo con Martínez-Romero (1997), la floración de una gran cantidad de especies en el PECM se presenta entre septiembre y diciembre, lo que representa una fuente considerable de recursos florales para muchos polinizadores. Al haber una gran cantidad de flores, el número de animales que transfieren el polen de una flor a otra aumenta y, por medio de la fecundación, se producen los frutos. La disponibilidad de agua es otro factor importante para la producción de frutos debido a que el alargamiento de las células depende de la entrada del agua a las mismas (Collazo, 2013). El pico en la producción de frutos observado en mayo 2014 (Figura 4.15 y 4.16) probablemente esté relacionado con la disminución de la floración en el PECM. Al haber una menor cantidad de flores en el sitio de trabajo (Martínez-Romero, 1997), la competencia por polinizadores disminuye y por ser esta especie uno de los pocos recursos disponibles para los nectarívoros, podría haber un mayor número de visita de sus flores y una mayor polinización, lo cual se traduciría en un incremento en la producción de frutos. En contraste, el bajo registro de estas estructuras en marzo del mismo año posiblemente esté relacionado con la presencia de un hemíptero perteneciente a la familia Lygaeidae, el cual se encontraba dentro de los frutos después de haber consumir las semillas. Los individuos de la familia Lygaeidae, conocidos como chinches o chinches de semillas, son hemípteros fitófagos que se alimentan principalmente de semillas y algunas veces de savia, y llegan a ser plagas agrícolas importantes (Gamundi y Sosa, 2007).

Las transiciones de las estructuras reproductivas (flores y frutos) de un estadio al siguiente fueron diferentes en todos los meses muestreados (Figura 4.18), lo que indica por un lado el efecto de la estacionalidad y por otro el de las variaciones dentro de la misma población. Los altos porcentajes en la transición de botones a flores jóvenes registrados en

la época de lluvias pueden deberse a la mayor disponibilidad de agua en el ambiente, de acuerdo con lo reportado por Galen (2005) y Collazo (2013). Esta transición es fundamental para la producción y el desarrollo de estas estructuras, así como para el desarrollo de los frutos y, consecuentemente, para la reproducción de los individuos y el crecimiento y la permanencia de la población.

5.4. Asignación diferencial de recursos

El patrón de asignación diferencial de recursos de *C. tenuiflora* revela que hay una mayor acumulación de biomasa a la parte aérea, en particular a los tallos, que a la parte subterránea (Figura 4.19). Como *C. tenuiflora* es una especie perenne (Alvarado-Cárdenas, 2008) que se encuentra en un lugar donde el suelo es pobre en materia orgánica y la disponibilidad de recursos no es igual a lo largo del año (Soberón *et al.*, 1991), hubiera sido de esperarse que la parte subterránea de la planta concentrara una cantidad considerable de biomasa, tal como sucede en otras especies geofitas, pero no fue así. La baja asignación de biomasa a la parte radicular observada en todas las épocas muestreadas probablemente esté relacionada con su hábito de hemiparásita facultativa. Las especies hemiparásitas obtienen los nutrientes y el agua de los hospederos y generalmente pueden parasitar más de una especie a la vez (Rivera, 2007; Salcedo-Morales *et al.*, 2014), por lo que es posible suponer que esta característica permite a *C. tenuiflora* asignar menor energía a las raíces, como lo reportó Matthies (1995) para dos especies hemiparásitas (*Rhinanthus serotinus* y *Odontites rubra*) que asignaron menor biomasa a las raíces en presencia de su hospedero. Cabe mencionar que durante el proceso de desenterrar a los individuos de la especie en estudio se observó que las raíces estaban unidas con las de otras especies (por ejemplo *Penstemon roseus*, así como algunos helechos, entre otras). Este registro no fue parte del objetivo de este trabajo pero permitió corroborar que sí se puede presentar el hemiparasitismo en *C. tenuiflora* en el sitio de estudio.

La asignación de biomasa a la parte aérea fue mayor que a la subterránea en todos los meses. La relación raíz/tejido aéreo fue menor a uno (Figura 4.20), sin que hubiera diferencias significativas entre las diferentes mediciones, lo que indica que continuamente hay una mayor asignación de biomasa a la parte aérea que a la subterránea, como se

muestra en la Figura 4.19. La función principal de las raíces es la de absorber nutrientes y agua, y proporcionan anclaje a la planta (Zoltkin y Ponce, 2013). Sin embargo, la función exploratoria de la raíz suele ser soslayada a pesar de ser muy importante. Cuando la disponibilidad de agua y nutrientes en un lugar es baja, las plantas suelen asignar más energía a las raíces para que exploren el suelo en busca de esos recursos (Malik *et al.*, 1979; Guerra *et al.*, 2005; Poorter *et al.*, 2011). Guerra *et al.* (2005) reportan que los lugares en donde hay poca disponibilidad de nutrientes, y la relación raíz/tejido aéreo es mayor a uno, las plantas tienden a asignar mayor biomasa a las raíces, lo que coincide con lo observado por Valverde *et al.* (1997) en especies que crecen en los suelos pobres de las dunas costeras. Antos y Halpern (1997) reportan que las plantas perennes generalmente tienen una relación raíz/tejido aéreo mayor al de las anuales (mayor a uno) y producen raíces más profundas. Estos autores también encontraron que una especie perenne del género *Lupinus* (*L. latifolia*) presenta una alta relación raíz/tejido aéreo y produce raíces profundas, comportamiento que le permite explorar los recursos de manera efectiva y así tener éxito en un entorno altamente competitivo. Lo descubierto por Antos y Halpern (1997) para *L. latifolia* es importante para comprender la relación raíz/tejido aéreo de *C. tenuiflora*, debido a que Montes-Hernández (2012) reportaron que parasita una especie perenne perteneciente al mismo género (*L. montanus*). Al estar parasitando a especies perennes, que muy posiblemente tienen un comportamiento radicular similar al de *L. latifolia*, *C. tenuiflora* puede asignar menor energía a la búsqueda de agua y nutrientes e invertirla en otras funciones, por ejemplo en un crecimiento rápido y en la producción constante de flores. De esta forma, podría interpretarse que existe un trueque entre la producción de estructuras subterráneas y aéreas, y entre estas dos y la de estructuras reproductivas (Smith, 2013), que contribuye a la adecuación de las plantas. Esto nos lleva a suponer que, sin embargo, al menos una proporción de la energía utilizada para la producción de la parte aérea debe venir de los hospederos, pero no existe información precisa al respecto y este aspecto representa un campo de investigación novedoso y abierto. Cabe insistir en la importancia de dilucidar cómo asigna energía diferencialmente esta planta, pues el hecho de poder producir flores todo el año amplía la posibilidad de dejar descendencia en un ambiente que es temporal y espacialmente heterogéneo y seguramente contribuye a su adecuación.

En todos los meses muestreados se observó una asignación de energía a las flores, pero ésta fue diferencial, siendo el mes de diciembre cuando se registró una mayor acumulación de biomasa (6.3 %) en estas estructuras. Es importante mencionar que el incremento en la acumulación de biomasa a las flores probablemente se deba a la mayor disponibilidad de agua en la época de lluvias, que permitió el crecimiento de ésta y otras estructuras (Galen, 2005; Gamboa-deBuen *et al.*, 2013) y coincide con el pico de floración.

La acumulación de biomasa a los frutos inició en el mes de septiembre e incrementó conforme pasaba el tiempo en el que estuvieron presentes (0.5 % en septiembre, 1.1 % en diciembre, 2 % en marzo y 2.3 % en junio). El incremento gradual en la asignación de biomasa a los frutos muy posiblemente esté relacionado con la disponibilidad de recursos en el ambiente (principalmente agua) (Collazo, 2013) aunado a la cantidad de posibles hospederos. En términos generales, este incremento refleja simplemente la maduración y el crecimiento de los frutos. Es importante hacer hincapié en que, a diferencia de las flores, los frutos tienen un periodo discreto de formación y maduración, que no abarca todo el año; además, en algunos individuos el tejido verde se pierde después de que ocurre la fructificación.

La asignación de biomasa a las hojas, al igual que en el caso de las raíces, se mantuvo constante a lo largo del periodo de trabajo (22.6 %, 22.6 %, 21.9 % y 19.2 %). Estos resultados probablemente se relacionen con las condiciones del sitio en donde se realizaron los muestreos, pues la disponibilidad de luz es alta, por lo que la asignación de recursos a la producción de hojas de *C. tenuiflora* no necesita cambiar para llevar a cabo la fotosíntesis eficientemente a lo largo del año. Aunque en el último muestreo (inicio de la época de lluvias) el tejido foliar se reduce, la diferencia con los otros periodos no es significativa, lo que denota que además de ser perenne, algunos de los individuos de esta especie son casi perennifolios a pesar de la marcada estacionalidad en la producción de tejido foliar.

Capítulo 6

Conclusiones

La población de *Castilleja tenuiflora* elegida en el matorral con perturbación intermedia dentro del Parque Ecológico de la Ciudad de México presenta una tasa finita de crecimiento mayor que uno debido a que se encuentra colonizando exitosamente una zona que sufrió un severo disturbio.

Los individuos que perdieron el tejido aéreo en cierto momento, pueden volver a presentarlo posteriormente, debido a su carácter de geofita, probablemente conferido por su hábito de hemiparásita facultativa. La reproducción se presenta en todas las categorías, incluyendo las de menor tamaño (de una a dos ramas de primer orden), sin embargo, en el futuro, si las presiones de selección se mantienen constantes, los individuos con más de 15 ramas de primer orden serán los que tendrán una mayor probabilidad de supervivencia y de reproducción y la población estará compuesta predominantemente por las primeras cuatro categorías de tamaños. La transición de semillas a plántulas es la que tiene una mayor contribución relativa al crecimiento de la población. El parámetro vital que tiene una mayor contribución relativa a la tasa finita de crecimiento poblacional es, sin embargo, el crecimiento de los individuos, mientras que la fecundidad muestra la menor contribución al crecimiento de esta población consistentemente con lo observado en otras especies herbáceas perennes.

El porcentaje final de germinación en condiciones naturales fue muy bajo y menor al reportado por Belmont-Osuna (2014) en la misma zona pero para semillas recién colectadas, mientras que el porcentaje final de germinación en condiciones controladas en todos los meses fue mayor en las semillas recuperadas que en las control. Estos resultados denotan, los efectos del almacenamiento y los de un proceso de acondicionamiento en condiciones naturales.

En el PECM *C. tenuiflora* florece continuamente durante el año pero muestra un pico de producción de flores en la época de nortes (después de la época de lluvias). La presencia continua de flores de esta especie se debe a que hay algunos individuos floreciendo asincrónicamente y otros que sí producen estas estructuras continuamente. A diferencia de la producción de las estructuras florales, la producción de frutos muestra un pico en la época de secas. Este patrón de floración permite ampliar las posibilidades de dejar descendencia en un ambiente heterogéneo temporal y espacialmente.

La marcada estacionalidad del clima de la zona no se refleja en un patrón estacional de asignación diferencial de biomasa y, probablemente debido al hábito hemiparásito de la especie, no se observa en ningún momento predominancia de tejidos radiculares a pesar de que el sustrato es pobre en nutrientes y muy permeable al agua.

Es necesario ahondar, en estudios posteriores, en la relación que existe entre el hemiparasitismo facultativo de la especie y su supervivencia, crecimiento y reproducción así como en el rebrote a partir de los meristemas de las partes subterráneas observados a nivel poblacional en el PECM.

Apéndice **A**

Matrices estacionales

Tabla A.1: Matriz de transición de Lefkovich de una población de *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de lluvias (julio-octubre 2013). Las categorías corresponden a las mostradas en la Tabla 3.1, (s=semillas, p=plántulas, 1= 1 a 2 ramas, 2= 3 a 4 ramas, 3= 5 a 6 ramas, 4= 7 a 8 ramas, 5= 9 a 10 ramas, 6= 11 a 14 ramas, 7= 15 a 29 ramas, 8= tejido aéreo seco, sub= sin tejido aéreo). Los valores en cursivas indican la fecundidad de cada categoría, los valores en negritas corresponden a la permanencia y los valores subrayados las probabilidades más altas en la matriz

	s	p	1	2	3	4	5	6	7	8	sub
s	0.163	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	<i>11.379</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>
p	0.011	0.000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
1	0.000	0.350	<u>0.634</u>	0.249	0.163	0.031	0.031	0.108	0.025	0.089	0.125
2	0.000	0.173	0.100	<u>0.498</u>	0.239	0.218	0.059	0.019	0.000	0.056	0.015
3	0.000	0.085	0.050	0.096	0.387	0.197	0.115	0.117	0.061	0.025	0.027
4	0.000	0.045	0.000	0.034	0.081	0.224	0.271	0.123	0.061	0.000	0.000
5	0.000	0.006	0.008	0.019	0.023	0.141	0.340	0.162	0.136	0.000	0.000
6	0.000	0.016	0.015	0.000	0.012	0.098	0.094	0.351	0.257	0.000	0.000
7	0.000	0.000	0.020	0.000	0.035	0.045	0.031	0.101	0.461	0.000	0.018
8	0.000	0.025	0.132	0.082	0.021	0.045	0.000	0.000	0.000	<u>0.698</u>	0.042
sub	0.000	0.050	0.042	0.023	0.039	0.000	0.000	0.019	0.000	0.087	<u>0.472</u>

Tabla A.2: Matriz de transición de Lefkovitch de una población de *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de nortes (noviembre 2013-enero 2014). Las categorías corresponden a las mostradas en la Tabla 3.1, (s=semillas, p=plántulas, 1= 1 a 2 ramas, 2= 3 a 4 ramas, 3= 5 a 6 ramas, 4= 7 a 8 ramas, 5= 9 a 10 ramas, 6= 11 a 14 ramas, 7= 15 a 29 ramas, 8= tejido aéreo seco, sub= sin tejido aéreo). Los valores en cursivas indican la fecundidad de cada categoría, los valores en negritas corresponden a la permanencia y los valores subrayados las probabilidades más altas en la matriz

	s	p	1	2	3	4	5	6	7	8	sub
s	0.163	0.000	25.025	54.653	48.250	7.333	29.028	26.583	97.778	0.000	0.000
p	0.011	0.000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
1	0.000	0.368	<u>0.603</u>	0.293	0.116	0.033	0.042	0.067	0.000	0.041	0.057
2	0.000	0.171	0.119	0.440	0.291	0.033	0.067	0.048	0.000	0.020	0.039
3	0.000	0.145	0.071	0.129	0.289	0.329	0.125	0.056	0.222	0.020	0.019
4	0.000	0.026	0.024	0.012	0.114	0.214	0.192	0.159	0.111	0.000	0.000
5	0.000	0.017	0.000	0.037	0.092	0.048	0.408	0.343	0.000	0.000	0.000
6	0.000	0.026	0.008	0.012	0.000	0.229	0.125	0.273	0.000	0.000	0.000
7	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000	0.048	0.000	0.000	<u>0.667</u>	0.000	0.018
8	0.000	0.043	0.167	0.041	0.081	0.067	0.042	0.056	0.000	<u>0.876</u>	0.000
sub	0.000	0.214	0.008	0.037	0.016	0.000	0.000	0.000	0.000	0.042	<u>0.885</u>

Tabla A.3: Matriz de transición de Lefkovitch de una población de *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de secas (febrero-abril 2014). Las categorías corresponden a las mostradas en la Tabla 3.1, (s=semillas, p=plántulas, 1= 1 a 2 ramas, 2= 3 a 4 ramas, 3= 5 a 6 ramas, 4= 7 a 8 ramas, 5= 9 a 10 ramas, 6= 11 a 14 ramas, 7= 15 a 29 ramas, 8= tejido aéreo seco, sub= sin tejido aéreo). Los valores en cursivas indican la fecundidad de cada categoría, los valores en negritas corresponden a la permanencia y los valores subrayados las probabilidades más altas en la matriz

	s	p	1	2	3	4	5	6	7	8	sub
s	0.163	0.000	73.998	94.008	161.696	65.714	140.992	6.111	102.667	0.000	0.000
p	0.011	0.000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
1	0.000	0.257	<u>0.490</u>	0.218	0.058	0.037	0.000	0.083	0.000	0.115	0.044
2	0.000	0.192	0.266	0.417	0.134	0.042	0.037	0.000	0.000	0.048	0.014
3	0.000	0.155	0.043	0.147	0.366	0.141	0.122	0.000	0.000	0.021	0.000
4	0.000	0.036	0.000	0.068	0.148	0.190	0.233	0.083	0.000	0.022	0.000
5	0.000	0.027	0.028	0.013	0.100	0.399	0.159	0.389	0.000	0.000	0.000
6	0.000	0.026	0.010	0.013	0.112	0.042	0.365	0.278	0.083	0.000	0.000
7	0.000	0.006	0.000	0.000	0.030	0.108	0.085	0.167	<u>0.917</u>	0.000	0.000
8	0.000	0.144	0.131	0.124	0.051	0.042	0.000	0.000	0.000	<u>0.742</u>	0.026
sub	0.000	0.157	0.032	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.053	<u>0.916</u>

Tabla A.4: Matriz de transición de Lefkovich de una población de *Castilleja tenuiflora* en el matorral con perturbación intermedia del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de lluvias (mayo-julio 2014). Las categorías corresponden a las mostradas en la Tabla 3.1, (s=semillas, p=plántulas, 1= 1 a 2 ramas, 2= 3 a 4 ramas, 3= 5 a 6 ramas, 4= 7 a 8 ramas, 5= 9 a 10 ramas, 6= 11 a 14 ramas, 7= 15 a 29 ramas, 8= tejido aéreo seco, sub= sin tejido aéreo). Los valores en cursivas indican la fecundidad de cada categoría, los valores en negritas corresponden a la permanencia y los valores subrayados las probabilidades más altas en la matriz

	s	p	1	2	3	4	5	6	7	8	sub
s	0.163	<i>0.000</i>	<i>182.812</i>	<i>107.813</i>	<i>100.862</i>	<i>156.538</i>	<i>45.000</i>	<i>259.135</i>	<i>216.333</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>
p	0.011	0.000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
1	0.000	0.248	<u>0.675</u>	0.243	0.133	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000
2	0.000	0.253	0.156	0.331	0.508	0.056	0.111	0.045	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.080	0.017	0.159	0.092	0.222	0.278	0.141	0.000	0.012	0.000
4	0.000	0.066	0.017	0.134	0.183	0.222	0.167	0.141	0.063	0.000	0.000
5	0.000	0.039	0.000	0.025	0.083	0.222	0.111	0.286	0.111	0.000	0.000
6	0.000	0.033	0.000	0.054	0.000	0.278	0.278	0.141	0.347	0.000	0.000
7	0.000	0.039	0.000	0.000	0.000	0.000	0.056	0.195	<u>0.479</u>	0.000	0.000
8	0.000	0.039	0.119	0.025	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.849	0.000
sub	0.000	0.148	0.017	0.029	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.114	<u>1.000</u>

Apéndice **B**

Pruebas *post hoc*

Tabla B.1: Valores de P obtenidos con la prueba de LSD de Fisher para la germinación en condiciones naturales en los meses muestreados. Los valores en negritas señalan los valores de $P < 0.05$

Meses	abr-13	may	jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar
may	1.000											
jun	1.000	1.000										
jul	0.040	0.040	0.040									
ago	1.000	1.000	1.000	0.040								
sep	0.040	0.040	0.040	1.000	0.040							
oct	0.099	0.099	0.099	0.676	0.099	0.676						
nov	0.099	0.099	0.099	0.676	0.099	0.676	1.000					
dic	1.000	1.000	1.000	0.040	1.000	0.040	0.099	0.099				
ene	1.000	1.000	1.000	0.040	1.000	0.040	0.099	0.099	1.000			
feb	1.000	1.000	1.000	0.040	1.000	0.040	0.099	0.099	1.000	1.000		
mar	0.213	0.213	0.213	0.404	0.213	0.404	0.676	0.676	0.213	0.213	0.213	
abr-14	1.000	1.000	1.000	0.032	1.000	0.032	0.085	0.085	1.000	1.000	1.000	0.194

Tabla B.2: Valor de P obtenidos con la prueba de LSD de Fisher para la germinación en condiciones controladas (semillas recuperadas y control) en los meses muestreados. El valor en negritas corresponde al valor de $P < 0.05$

Germinación de semillas	Recuperadas
Control	0.0001

Tabla B.3: Valores de P obtenidos con la prueba de HSD de Tukey para la producción de flores en los meses muestreados. Los valores en negritas señalan los valores de $P < 0.05$

Meses	jul-13	ago	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun
ago	0.999											
sep	0.542	0.544										
oct	0.964	0.999	0.866									
nov	0.391	0.236	1.000	0.421								
dic	0.651	0.650	0.999	0.936	0.999							
ene	0.998	1.000	0.275	0.997	0.028	0.266						
feb	0.999	0.999	0.057	0.792	0.003	0.046	0.999					
mar	0.397	0.285	1.000	0.539	1.000	0.999	0.064	0.009				
abr	0.999	1.000	0.056	0.836	0.002	0.038	0.998	1.000	0.007			
may	1.000	0.999	0.097	0.814	0.016	0.108	0.997	1.000	0.026	1.000		
jun	0.303	0.231	0.999	0.476	0.999	0.989	0.081	0.013	1.000	0.013	0.026	
jul-14	0.584	0.604	1.000	0.909	1.000	1.000	0.323	0.069	1.000	0.068	0.117	0.999

Tabla B.4: Valores de P obtenidos con la prueba de LSD de Fisher para la producción de frutos en los meses muestreados. Los valores en negritas señalan los valores de $P < 0.05$

Meses	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun
nov	0.053								
dic	0.016	0.501							
ene	0.035	0.905	0.503						
feb	0.0644	0.688	0.186	0.507					
mar	0.089	0.483	0.092	0.293	0.678				
abr	0.089	0.483	0.092	0.293	0.678	1.000			
may	0.265	0.068	0.002	0.011	0.041	0.095	0.095		
jun	0.051	0.819	0.261	0.657	0.809	0.507	0.507	0.021	
jul-14	0.255	0.146	0.018	0.062	0.161	0.274	0.274	0.864	0.109

Tabla B.5: Diferencias significativas entre el peso seco de las estructuras de *Castilleja tenuiflora* en los meses muestreados encontradas con la prueba de HSD de Tukey. Los valores en negritas señalan los valores de $P < 0.05$

	sep tallos	sep hojas	sep flores	sep frutos	sep raíz	dic tallos	dic hojas	dic flores	dic frutos	dic raíz	mar tallos	mar hojas	mar flores	mar frutos	mar raíz	jun tallos	jun hojas	jun flores	jun frutos
sep hojas	0.227																		
sep flores	0.0002	0.958																	
sep frutos	0.0001	0.870	1.000																
sep raíz	0.099	1.000	0.994	0.970															
dic tallos	1.000	0.031	0.0004	0.0001	0.009														
dic hojas	0.495	1.000	0.791	0.608	1.000	0.110													
dic flores	0.001	0.997	1.000	1.000	0.999	0.0001	0.960												
dic frutos	0.0001	0.996	1.000	1.000	0.982	0.0001	0.672	1.000											
dic raíz	0.171	1.000	0.978	0.919	1.000	0.021	1.000	0.999	0.945										
mar tallos	0.083	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.421	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001									
mar hojas	0.985	0.998	0.147	0.071	0.982	0.712	0.999	0.371	0.091	0.996	0.0001								
mar flores	0.002	0.998	1.000	1.000	0.999	0.0001	0.973	1.000	1.000	0.999	0.0001	0.424							
mar frutos	0.0002	0.961	1.000	1.000	0.995	0.0001	0.799	1.000	1.000	0.980	0.0001	0.153	1.000						
mar raíz	0.709	1.000	0.589	0.394	0.999	0.228	1.000	0.862	0.456	1.000	0.0001	1.000	0.895	0.600					
jun tallos	1.000	0.039	0.0001	0.0004	0.012	1.000	0.131	0.0001	0.0001	0.026	0.377	0.762	0.0001	0.0001	0.261				
jun hojas	0.107	1.000	0.993	0.965	1.000	0.011	1.000	0.999	0.978	1.000	0.0001	0.985	0.999	0.994	0.013				
jun flores	0.0002	0.949	1.000	1.000	0.993	0.0001	0.765	1.000	1.000	0.972	0.0001	0.132	1.000	1.000	0.558	0.0001	0.991		
jun frutos	0.0001	0.938	1.000	1.000	0.990	0.0001	0.738	1.000	1.000	0.966	0.0001	0.119	1.000	1.000	0.527	0.0001	0.988	1.000	
jun raíz	0.027	1.000	0.999	0.997	1.000	0.001	0.999	1.000	0.998	1.000	0.0001	0.880	1.000	0.999	0.998	0.002	1.000	0.999	0.999

Bibliografía

- [1] Adams, C. C. 1908. The ecological succession of birds. *The Auk*. 25(2): 109-153
- [2] Acevedo, M. A. 2010. *Fuego, comunidades vegetales y diversidad de especies en parajes de Tepetlaoxtoc, Edo. de México*. Tesis. Chapingo, Texcoco, Edo. de México.
- [3] Alvarado-Cárdenas, L. O. 2008. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Fascículo 65 Orobanchaceae* 1ª ed. IBUNAM. México.
- [4] Antos, J. A. y Halpern, C. B. 1997. Root system differences among species: implications for early successional changes in forest of Western Oregon. *American Midland Naturalist*. 138(1): 97-108
- [5] Bartolome, J. W. 1979. Germination and seedling establishment in California annual grassland. *The Journal of Ecology*. 67(1): 273-281.
- [6] Barradas, V. 2013. Potencial hídrico y relaciones hídricas internas. En: J, Márquez-Guzmán; M, Collazo-Ortega, M, Martínez-Gordillo; A, Orozco-Segovia. y S, Vázquez-Santana (eds.). *Biología de Angiospermas*. UNAM Facultad de Ciencias. México. Pp. 248-253
- [7] Baskin, C. y Baskin, J. 2014. *Seeds. Ecology, Biogeography and Evolution of dormancy and germination*. 2ª ed. Academic Press. EUA.
- [8] Bazant, J. 2001. Lineamientos para el ordenamiento territorial de las periferias urbanas de la Ciudad de México. *Papeles de Población*. 7(27): 1405-7425

- [9] Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10: 351-371
- [10] Bennett, A. F. 2004. *Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre*. 1ª ed. UICN-Unión Mundial para la Naturaleza. San José. Costa Rica.
- [11] Begon, M.; Mortimer, M. y Thompson, D. 1996. *Population ecology. A unified study of animals and plants*. 3ª ed. Blackwell. Londres. Gran Bretaña.
- [12] Begon, M.; Townsed, C. y Harper, J. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. 4ª ed. Blackwell. EUA.
- [13] Belmont-Osuna, J. 2014. *Efectos del acondicionamiento en la germinación de semillas de Penstemon roseus (Plantaginaceae) y Castilleja tenuiflora (Orobanchaceae)*. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. D.F. México.
- [14] Bidwell, R. 1993. *Fisiología Vegetal*. 2ª ed. AGT. México.
- [15] Bonfil, C.; Pisanty, I.; Mendoza, A. y Soberón, J. 1997. Investigación y restauración ecológica: El caso del Ajusco Medio. *Ciencia y desarrollo*. 135: 14-23
- [16] Bonfil, C.; Rodríguez, H. y Peña, V. 2000. Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus* L. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales en México*. 25: 59-74.
- [17] Bravo, Y. 2011. *Estudio demográfico de Astrophytum capricorne (A. Dietrich) Britton y Rose en Cuatrociénegas, Coahuila, México*. Tesis Licenciatura. Facultad Ciencias, UNAM. D.F. México.
- [18] Buhle, E. R.; Margolis, M. y Ruesink, J. L. 2005. Bang for buck: cost-effective control of invasive species with different life histories. *Ecological Economics*. 52: 355-366
- [19] Burgess, K. 1991. *Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants*. Tesis de doctorado. Harvard University. EUA.
- [20] Cano-Santana, Z.; Pisanty, I.; Segura, S.; Mendoza-Hernández, P.; León-Rico, R.; Soberón, J.; Tovar, E.; Martínez-Romero, E.; Ruiz, L. y Martínez-Ballesté, A. 2006. Ecología,

- conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del Pedregal del Xitle. En: K. Oyama y A. Castillo (coords.). *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México*. 1ª ed. Siglo XXI-UNAM. México. Pp. 203-226
- [21] Caswell, H. 2001. *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates Inc. EUA.
- [22] Carvajal, S. y Frías, A. 2004. Florística y ecología de las especies de arvenses del maíz de temporal en Ixtlahuacán del Río, Jalisco. *Scientia CUCBA*. 6(1-2): 19-64
- [23] Clark-Tapia, R.; Mandujano, C.; Valverde, T.; Mendoza, A. y Molina-Freaner, F. 2005. How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruaca*, in Baja California, Mexico. *Biological Conservation*. 124(1): 123-132
- [24] Collazo, M. 2013. Efecto de factores ambientales en la fase de crecimiento de los frutos. En: J. Márquez-Guzmán; M. Collazo-Ortega, M, Martínez-Gordillo; A, Orozco-Segovia. y S, Vázquez-Santana (eds.). *Biología de Angiospermas*. UNAM Facultad de Ciencias. México. Pp. 366-368
- [25] Contreras, C. y Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journa of Arid Environments*. 51: 89-102
- [26] Crouse, D.; Crowder, L. y Caswell, H. 1987. A stage-based population model for Loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*. 68(5): 1212-1423
- [27] Dafni, A.; Cohen, D. y Noy-Mier, I. 1981. Life-cycle variation in geophytes. *Annals of the Missouri Botanical Grden*. 68(4): 652-660
- [28] Dalling , J. 2002. Ecología de semillas. En: M. R., Guariguata; G. H., Kattan (eds.). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. LUR. Costa Rica. Pp. 345-375
- [29] Dash, M. y Dash, S. 2009. *Fundamentals of Ecology*. 3ª ed. The McGraw-Hill. India.
- [30] de Kroon, H.; Plaisier, A.; van Groenendael, J. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. 67(5): 1427-1431

- [31] del Val, E. 2012. Herbivoría. En: Ek del Val y Karina Boege (coord.). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica. México. Pp 43-66
- [32] Díaz-Valenzuela, R. y Ortíz-Pulido, R. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82(4): 1234-1248
- [33] Ellis, R. D.; McWhorter, T. J. y Maron, M. 2011. Integrating landscape ecology and conservation physiology. *Landscape Ecology*. 27(1), 1-12
- [34] Eriksson, A. y Eriksson, O. 1997. Seedling recruitment in semi-natural pastures: the effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany*. 17(5): 469-482
- [35] Ezcurra, E. 1996. *De las chinampas a la megalópolis*. Cuarta reimpresión. Fondo de Cultura Económica. México.
- [36] Ezcurra, E.; Mazari, M.; Pisanty, I. y Aguilar, A. 2006. *La cuenca de México: aspectos ambientales críticos y sustentabilidad*. Fondo de Cultura Económica. México.
- [37] Fernández-Bravo, C.; Urdaneta, C.; Silva, W.; Poliszuk, H. y Marín, M. 2006. Germination of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cv Río Grande seeds, sown in plug trays, using different substrates. *Fac. Agronomía*. 23: 186-193
- [38] Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. Gran Bretaña
- [39] Fibich, P.; Lepš, J. y Berec, L. 2010. Modelling the population dynamics of root hemiparasitic plants along a productivity gradient. *Folia Geobotanica*. 45(4): 425-422
- [40] Flores, A.; Manzanero, G. I.; Golubov, J.; Montaña, C. y Mandujano, M. C. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology*. 210: 53-66
- [41] Freedman, B. 1995. *Environmental ecology: the ecological effects of pollution, disturbance and other stresses*. 2^a ed. Acamec press. Londres
- [42] Galen, C. 2005. It Never Rains but then it Pours: The Diverse Effects of Water on Flower Integrity and Function. En: Edward G. Reekie y Fakhria A. Bazzaz. *Reproductive Allocation in Plants*. Elsevier. EUA. Pp. 75-90

- [43] Gamboa-deBuen, A.; Burgueff, C. y Zuñiga, E. 2013. Cambio de la fase vegetativa a la reproductiva. En: J, Márquez-Guzmán; M, Collazo-Ortega, M, Martínez-Gordillo; A, Orozco-Segovia. y S, Vázquez-Santana (eds.). *Biología de Angiospermas*. UNAM Facultad de Ciencias. México. Pp. 364-347
- [44] Gamundi, J. C. y Sosa, M. A. 2007. Caracterización de daños de chinches en soja y criterios para la toma de decisiones de manejo. En E. V, Trumper y J. D, Edelstein (eds.) *Chinches fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo Argentina*. Ediciones INTA, Manfredi. Argentina. Pp 129-148.
- [45] García, F.; Caselles, J. y Santamarina, M. 2006. *Introducción al funcionamiento de las plantas*. Universidad Politécnica de Valencia. España.
- [46] González-Zertuche, L.; Orozco-Segovia, A.; Baskin, C. y Baskin, M. 2002. Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp. *cordata* (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed Science and Technology*. 30(3): 535-548.
- [47] Grime, T. P. 1980. Plant strategies and vegetation processes. *Journal of Ecology*. 68(2): 704-706
- [48] Guerra, J.; Gayosa, J.; Schlatter, J. y Nespolo, R. 2005. Análisis de la biomasa de raíces en diferentes tipos de bosque. Avances en la evaluación de *Pinus radiata* en Chile. *Bosque (Valdivia)*. 26(1): 5-21.
- [49] Guevara, E. y Jiménez, V. 2006. *Fisiología de la reproducción de los cultivos tropicales*. Universidad de Costa Rica. Costa Rica
- [50] Gutiérrez, C. 2004. *Estudio demográfico de Cypripedium irapeanum (Orchidaceae) en el Valle de Valsequillo, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Puebla. Puebla. México.
- [51] Harris, C. M.; Park, K. J. Atkinson, R.; Edwards, C. y Travis, J. M. J. 2009. Invasive species control: incorporation of demographic data and seed dispersal into a management model for *Rhododendron ponticum*. *Ecological Informatics*. 4: 226-233

- [52] Hernández-Apolinar, M.; Valverde, T. y Purata, S. 2006. Demography of *Bursera glabriifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in southern Mexico: an evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*. 223(1): 139-151.
- [53] Herrera, J.; Alizaga, R.; Guevara, E. y Jiménez, V. 2006. *Germinación y crecimiento de la planta. Fisiología de la reproducción de los cultivos tropicales*. Editorial UCR, 4. Costa Rica.
- [54] Hobbs, R. J. 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. En: J. A. Drake.; H. A, Mooney.; D. F, Di Castri.; R. H, Groves.; F. J, Kriger.; M, Rejmanek y M, Williamson (eds.) *Biological invasions: a global perspective*. Scientific Committee on Problems of the Environments (SCOPE). Nueva York. Pp. 369-406
- [55] Inouye, D. W. 1982. The consequences of herbivory: a mixed blessing for *Jurinea mollis* (Asteraceae). *Oikos*. 39(2): 269-272
- [56] Jara, F. 1996. *Biología de semillas forestales*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Costa Rica.
- [57] Joel, D. M. 2013. Seed Production and Dispersal in the Orobanchaceae. En: D. M, Joel; J, Gressel y L, Musselman. (eds.). *Parasitic Orobanchaceae: parasitic mechanisms and control strategies*. Spinger Sciece y Business Media. Nueva York. Pp. 143-146
- [58] Kot, M. 2001. *Elements of mathematical ecology*. 1^a ed. Cambrigfe University. Reino Unido.
- [59] Lambers, H.; Suart Chapin III, F. y Pons, T. 1998. *Plant Phyiological Ecology*. Springer. Nueva York.
- [60] Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*. 241(4872): 1455-1460
- [61] Lázaro, J. 2011. *Demografía, conservación y aprovechamiento de productos forestales no maderables: el caso de Dioon merolea (Zamiaceae) en Chiapas, México*. Tesis de Doctorado en Ciencias. D.F., México.
- [62] Lemos, J.; Rojas, R. y Zuñiga, J. 2005. *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- [63] Malik, R. S.; Dhankar, J.S. y Turner, N. C. 1979. Influence of soil water deficits on root growth of cotton seedlings. *Plant and Soil*. 53(1/2): 109-115
- [64] Marañón, T. 2001. Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. En: R, Zamora y F. I, Pugnaire (eds.). *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSI/AEET, Madrid. Pp. 153-181.
- [65] Margalef, R. 1963. On Certain Unifying Principles in Ecology. *The American Naturalist*. 97(897): 357-374
- [66] Martínez-Romero, M. 1997. *Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México D.F.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México.
- [67] Martínez-Ramos, M. y García-Orth, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. (80): 69-84
- [68] Martínez-Villegas J., A. Orozco-Segovia, A. Sánchez-Coronado, M.E. y Pisanty, I. 2012. Germination of *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) in a primary lava-field shrubland. *Plant Ecology*. 213(5): 871-881.
- [69] Martínez-Villegas, J. A. 2013. *Evasión de la sequía en Dahlia coccinea y Senecio praecox (Asteraceae): semillas y estructuras vegetativas*. Tesis Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. D.F. México
- [70] MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Reino Unido
- [71] Mandujano, M. C.; Montaña, C.; Franco, M.; Golubov, J. y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*. 82(2): 344-359
- [72] Matthies, D. 1995. Parasitic and competitive interactions between the hemiparasites *Rhinanthus serotinus* and *Odontites rubra* and their host *Medicago sativa*. *Journal of Ecology*. 83(2): 245-251
- [73] Matthies, D. 2002. Positive and negative interaction among individuals of a root hemiparasite. *Plant biology*. 5: 79-84

- [74] McCall, A. C. e Irwin, R. E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*. 9(12): 1351-1365
- [75] Mendza-Hernández, P. E.; Orozco-Segovia, A. y Pisanty, I. 2010. Germination, emergence, and survival of *Buddleja cordata* in an unurban forest. *Ecological Restoration*. 28(3): 263-265
- [76] Mendoza-Hernández, P. E.; Orozco-Segovia, A.; Meave, J. A.; Valverde, T. y Martínez-Ramos, M. 2013. Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity: searching tools for ecosystem restoration. *Plant Ecology*. 214(1): 153-167.
- [77] Montes-Hernández, E. 2012. *Caracterización morfológica, fisiológica, y metabólica de la asociación hemiparásita Castilleja tenuiflora-Lupinus montanus*. Doctorado en Ciencias en Desarrollo de Productos Biótico. IPN. Yautepec, Morelos.
- [78] Mott, J. y McComb, A. 1975. The role of photoperiod and temperature in controlling the phenology of three annual species from an arid region of Western Australia. *Journal of Ecology*. 63(2): 633-641
- [79] Murray, J. 2002. *Mathematical Biology*. An Introduction. 3^a ed. Springer. EUA.
- [80] Olf, H.; Pegtel, D.; Van Groenendael, J. y Bakker, J. 1994. Germination Strategies During Grassland Succession. *Journal of Ecology*. 82(1)
- [81] Olvera-Carrillo, Y.; Méndez, I.; Sánchez-Coronado M. E.; Márquez-Guzmán, J.; Barradas, V. L.; Huante, P. y Orozco-Segovia, A. 2009 Effect of environmental heterogeneity on field germination of *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. *Journal of Arid Environments*. 73: 414-420
- [82] Orozco-Segovia, A. y Sánchez-Coronado, E. 2013. La germinación. En: J, Márquez-Guzmán; M, Collazo-Ortega, M, Martínez-Gordillo; A, Orozco-Segovia. y S, Vázquez-Santana (eds.). *Biología de Angiospermas*. UNAM Facultad de Ciencias. México. Pp. 212-240

- [83] Pate, J.S.; Pate, S.R.; Kuo, J. y Davidson, N. J. 1990. Growth, resource allocation and haustorial biology of the root hemiparasite *Olax phyllanthi* (Olacaceae). *Annals of Botany*. 65: 437-449
- [84] Paulino, H. y Chavez, R. 2006. Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hill. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolandia, Southwestern Brazil. *Acta Botanica Brasílica*. 20(2): 405-409.
- [85] Press, C. M. y Phoenix, G. K. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*. 166(3): 737-751
- [86] Pianka, E. R. 1970. On r- and K- Selection. *The American Naturalist*. 140(940): 592-597
- [87] Pisanty, I.; Mazari, M. y Ezcurra, E. 2009. El reto de la conservación de la biodiversidad en zonas urbanas y periurbanas. *El Capital Natural de México. Vol. 11: Estado de conservación y tendencia de cambio*. CONABIO. México. Pp. 719-759.
- [88] Pickett, S. T. A.; Kolasa, J.; Armesto, J. y Collins, S. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*. 54: 129-136.
- [89] Pickett, S. T. A. y White, P. S. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc. Nueva York.
- [90] Poorter, H.; Niklas, K.; Reich, P.; Oleksyn, J.; Poot, P. y Mommer, L. 2011. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*. 193(1): 30-50.
- [91] Quesada, M.; Rosas, F.; López, M.; Aguilar, R.; Ashworth, L.; Rosas, V.; Sánchez, G. y Martén, S. 2012. Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. En: Ek del Val y Karina Boege (coord.). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de cultura económica. México. Pp. 75-93
- [92] Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and satatistical plant geography*. Arno Press. Nueva York
- [93] Rivera, G. 2007. *Introducción a la fitopatología*. EUNED. Costa Rica.

- [94] Reich, P. B. 2002. Root-shoot relations: optimality in acclimation and adaptation or the Emperor's new clothes?. En: Y. Waisel; A. Eshel y U. Kafkafi (eds.). *Plant Roots*. Marcel Dekker, Inc. Nueva York Pp. 205-207
- [95] Romero, J. F. y Velázquez, A. 1999. La región de montaña del sur de la Cuenca de México: una revisión de su importancia biológica. En: A. Velázquez y F. J. Romero (eds.). *Biodiversidad de la región de montaña del sur de la Cuenca de México: bases para el ordenamiento ecológico*. UAM-X-SEMARNAP. D.F. México. Pp 40-51
- [96] Rzedowski, G y Rzedowski, J. 2001. *Flora fenerogámica del Valle de México*. 2ª ed. Instituto de Ecología. México.
- [97] Salcedo-Morales, G.; Jiménez-Aparicio, A.; Cruz-Sosa, F. y Trejo-Tapia, G. 2014. Anatomical and historical characterization of in vitro haustorium from roots of *Castilleja tenuiflora*. *Biología Plantarum*. 58(1): 164-168
- [98] Sánchez, J.; Orta, R. y Muñoz, B. 2001. Tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de las semillas y sus efectos en plantas de interés agrícola. *Agronomía Costarricense*. 25(1): 67-92
- [99] Santillán-Carvantes, P. 2013. *Efectos de plantas protectoras en el establecimiento clonal de Sedum oxypetalum en ambientes perturbados del Ajusco Medio, D.F.* Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. D.F. México.
- [100] Scheimbaum, C. 2008. *Problemática ambiental de la Ciudad de México*. Limusa. México.
- [101] Silvertown, J. 1982. *Introduction to plant population ecology*. 1ª ed. Longman. EUA.
- [102] Silvertown, J.; Franco, J.; Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*. 81: 465-476.
- [103] Silvertown, J. y Charlesworth, D. 2001. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Science. Gran Bretaña.
- [104] Smith, S. M. 2013. Withcraft and destruction. *Plant biology*. 504: 401-406

- [105] Soberón, J.; De la Maza, R.; Hernández, A.; Bonfil, C. y Careaga, S. 1991. Reporte técnico final del primer año del proyecto: Restauración ecológica de Lomas del Seminario. *Centro de Ecología, UNAM, y la Coordinación General de Reordenación Urbana y Protección Ecológica*. D.F., México.
- [106] Soto, E.; Mazarí, M. y Bojórquez, L. 2000. Entidades de la zona Metropolitana de la Ciudad de México propensas a la contaminación de agua subterránea. *Investigaciones geográficas*. (43): 60-75
- [107] Sousa, W. 1984. The Role of Disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 15: 353-391
- [108] Staffan, K. Y Méndez, M. 2005. The Resource Economy of Plant Reproduction. En: Edward G. Reekie y Fakhria A. Bazzaz. *Reproductive Allocation in Plants*. Elsevier. U.S.A. Pp.
- [109] Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univeristy press. Gran Bretaña.
- [110] Strier, K. 1991. Demography and conservation of an endangered primate, *Brachyteles arachnoides*. *Conservation Biology*. 5(2): 214-218
- [111] Suding, K. 2011. Toward and Era of Restoration in Ecology: Successes, Failures, and Oppuortunities Ahead. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 42(1): 465-487.
- [112] Taiz, L. y Zeiger, E. 2006. *Fisiología Vegetal Volumen II*. 3a ed. Universitat Jaume I. España.
- [113] Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisaje*. Ediciones Omega. Barcelona.
- [114] Townsend, C., Begon, M. y Harper, J. 2008. *Essentials of Ecology*. 3^a ed. Blacwell. EUA.
- [115] Tuljapurkar, S. y Caswell, H. 1997. *Structured-poputation, models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. International Thomson. EUA.

- [116] Turner, N. C. y Begg, J. E. 1978. Responses of pasture plants to water deficits. En: John R. Wilson. *Plant relations in pastures*. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. Pp. 50-66
- [117] Truscott, F. H. 1958. On the regeneration of new shoots from isolated dodder haustoria. *Journal of Botany*. 45(3): 169-177
- [118] Ureta, C. y Martorell, C. 2009. Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. *Biological Conservation*. 142(10): 1992-2001
- [119] Valverde, T.; Pisanty, I. y Rincon, E. 1997. Growth response of six tropical dune plant species to different nutrient regimes. *Coastal Research*. 13(2): 497-505
- [120] Varela, S. A. y Arana, V. 2011. Latencia y germinación de semillas. Tratamientos pregerminativos. Serie técnica: *Sistemas Forestales Integrados. Sección Silvicultura en Viveros. Cuadernillo 3*.
- [121] van Andel, J. 1998. Intraespecific variability in the context of ecological restoration projects. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 1(2): 221-237.
- [122] Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia*. 83: 171-175
- [123] Vega, E. 2005. Algunos conceptos de ecología y sus vínculos con la restauración. En: Ó. Sánchez, E. Peters, R. Márquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (eds.). *Temas sobre restauración ecológica*. 1ª ed. Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat). México. Pp 147-155
- [124] Vega, E. y Peters, E. 2003. Conceptos Generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. En: Ó. Sánchez, E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis (eds). *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. 1a Ed. Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat). México. Pp 137-150
- [125] Wang, D. P.; Peng, S.L.; Chen, F. P. y Ji, S. Y. 2012. Population dynamics and considerations for the conservation of the rare *Cycas fairylakea* in China. *Forestry Studies in China*. 14(2): 118-123.

-
- [126] Weber, H. C. 1976. Über wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer Rhinathoideae (Scrophulariaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 25(2): 97-107
- [127] White, P. 1979. Pattern, Process, and Natural Disturbance in Vegetation. *The Botanical Review*. 45(3): 229-299.
- [128] Young, T.; Chase, J. y Huddleston, R. 2001. Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration*. 19(1): 5-18.
- [129] Yong-Quan, R.; Kai-Yun, G.; Ai-Rong L.; Xiao-Jian H. y Le, Z. 2010. Host dependence and preference of the root hemiparasite, *Pedicularis cephalantha* Franch. (Orobanchaceae). *Folia Geobotanica*. 5(4): 443-455
- [130] Zoltkin, A. y Ponce, M. 2013. El tallo. En: J, Márquez-Guzmán; M, Collazo-Ortega, M, Martínez-Gordillo; A, Orozco-Segovia. y S, Vázquez-Santana (eds.) *Biología de Angiospermas*. UNAM Facultad de Ciencias. México. Pp. 30-31